Bibliothèque de la
Station centrale de
BIOCLIMATOLOGIE
I. N. R. A.
Versailles
FICHE
JUIN 1975 Pz-126

annales de l'amélioration des plantes

numéro spécial
"sélection et concurrence chez les végétaux"

Trimestriel

1975

Vol. 25 . N° 1

inra

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Ann. Amélior. Plantes. AAPLA8 25 (1) 1-83 (1975)

AAP25.1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS Tél. : 551-41-09.

Directeur général : R. FÉVRIER,
Directeur général adjoint : J. POLY
Inspecteurs généraux : E. BILIOTTI, P. BOUVAREL, A. CAUDERON, G. FAUCONNEAU, P. MORNET, R. PÉRO, J. REBISCHUNG

Rédaction des Annales
Pour l'ensemble des Séries : J. POLY

Annales agronomiques.
— J. CHAUSSIDON, Chef du Département de Science du Sol, C. N. R. A.
— L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
— M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A.

Annales de l'Amélioration des Plantes.
— M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I. N. R. A., 11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris.

Annales de Phytopathologie.
— J. PONCHET, Chef du Département de Pathologie végétale, 06602 Antibes.

Annales de Zoologie - Écologie animale.
— E. BIBLIOTTI, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales de Zootechnie.
— A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
— A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. Z.

Annales de Technologie agricole.
— P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
— A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie et Physico-Chimie des Céréales et de leurs Dérivés C. E. R. D. I. A., Le Noyer-Lambert, 91300 Massy.
— B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Viande, C. N. R. Z.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.
— G. FAUCONNEAU, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
— A. FRANÇOIS, Directeur de Recherche à l'I. N. R. A., Directeur du Centre national de Coordination des Études et Recherches sur la Nutrition et l'Alimentation.
— C. THIBAULT, Chef du Département de Physiologie animale, C. N. R. Z.

Annales des Sciences forestières.
— P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F.
— J.-P. CHESNEAU, École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 54000 Nancy.
— J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.
— P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z.
— B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).
— J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91440 Bures sur Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.
— P. MORNET, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
— P. LARVOR, Directeur de la Station de Physiopathologie de la Nutrition, Saint Genès Champanelle, 63110 Beaumont.

Annales d'Hydrobiologie.
— C. THIBAULT, Chef du Département de Physiologie animale, C. N. R. Z.
— J. LECOMTE, faisant fonction de Chef du Département d'Hydrobiologie, Directeur de Recherches à l'I. N. R. A., C. N. R. A.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION
Services des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

annales de l'amélioration des plantes

Trimestriel

1975

Vol. 25 . N° 1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

sélection et concurrence chez les végétaux

Comptes rendus de la journée ASF [1] tenue le 6 février 1974 à Versailles

Réunion commune aux sections « Méthodes et Techniques » et « Plantes fourragères »

[1] Association des Sélectionneurs Français, C.N.R.A., 78000 Versailles

Ann. Amélior. Plantes, 1975, **25** (1), 3-24.

CONCURRENCE INTRASPÉCIFIQUE ET POTENTIALITÉS DE RENDEMENT (1)

P. JACQUARD

Centre d'Études phytosociologiques et écologiques,
B.P. 5051, 34033 Montpellier Cedex

RÉSUMÉ

Les études entreprises à ce jour sur un certain nombre d'organismes font ressortir l'importance des effets de groupe. La définition des différentes situations (antagonisme et coopération), d'après la nature des manifestations, est nécessaire.

Les études ne sont réalisables simplement qu'au niveau binaire. Les modèles utilisés sont :

1) le diallèle, permettant de décomposer les aptitudes,
2) l'utilisation des régressions.

Les aspects génétiques concernent la structure des populations (en liaison avec les situations).

Dans certaines conditions, le milieu biotique masque, en particulier, l'hétérosis. Selon les cultures, des situations de coopération peuvent se présenter et des aptitudes particulières à l'association existent. Des données sont exposées concernant notamment les céréales et les plantes fourragères.

En conclusion, dans une végétation, l'un des aspects importants a bien trait aux effets de groupe. Leur utilisation en Amélioration des Plantes suppose la définition de critères et la mise au point de cribles.

Les études entreprises à ce jour sur un certain nombre d'organismes font ressortir l'importance des effets de groupe. (DEMARLY *et al.*, 1964 ; N., 1970 ; PICARD, *in* GUY, 1965). La présentation d'une synthèse dans ce domaine particulier des actions réciproques entre individus et des caractéristiques qui en découlent suppose un minimum de définitions dont certaines ont été publiées notamment par un groupe de travail d'*Eucarpia* (1971).

(1) Ce texte s'inspire d'une mise au point collective à laquelle ont participé : Ch. BALDY, J. BERTHAUT, F. BLONDON, A. GALLAIS, P. GUY, A. LIBOIS, P. MANSAT, J. PICARD, P. ROTILI et M^lle L. ZANNONE.

A. — TERMINOLOGIE DE LA CONCURRENCE

1. — *Mise en évidence des effets de groupe : nature de leur manifestation*

Le développement d'une plante dépend de son *environnement*, en particulier biotique (CHALBI, 1967 *a* ; JACQUARD, 1970 *a*). On qualifiera d'*environnementale* toute propriété extérieure aux organismes considérés (HUTCHINSON, 1957). Les effets de groupe ou de relations sont soit des réponses plastiques, soit une évolution du peuplement (JACQUARD 1968 *a*, 1970 *c*). Ces effets sont facilement évalués dans un dispositif « diallèle » (CHALBI, 1967 *a*). En association, les organismes s'influencent réciproquement (CHALBI, 1969).

2. — *Effets de densité*

Ces effets jouent un grand rôle dans les relations intraspécifiques et peuvent s'extérioriser sous forme de mortalité (GUY, 1965). Le rendement d'une culture est lié au peuplement par une relation pour laquelle on a proposé des fonctions d'ajustement variables (PICARD et SIGWALT, 1960). *La densité biologique* est la densité numérique pondérée par la vigueur des individus (YAMADA et HORIUCHI, 1960). Selon ROTILI et ZANNONE (1971), on devrait aussi tenir compte de l'environnement. L'étude des relations entre la vigueur génétique des plantes et le rendement en matière sèche des cultures denses peut s'aborder en comparant des génotypes en condition de plantes isolées et en condition de culture dense (GUY *et al.*, 1971), mais les liaisons entre performances des plantes et des peuplements montrent que celles d'un gazon ne semblent pas toujours pouvoir s'expliquer par les premières (GUY, 1965 ; JACQUARD *et al.*, 1967).

3. — *Définition des différentes situations*

On peut dériver un modèle séparant *les effets « densité » et « relations »* de l'analyse de la liaison entre matière sèche récoltée et densité de semis réalisée par POISSONET (1972), à partir de la représentation proposée par de WIT (1960) (fig. 1). En effet, les résultats obtenus en association sont le plus souvent interprétés comme conséquences de la substitution d'un organisme par l'autre, alors qu'ils peuvent être dus à deux causes (JACQUARD, 1968 *b*) :

1° l'absence de la moitié des individus du premier organisme considéré ;

2° la substitution de ces individus par ceux d'un autre organisme :

$$Yii_{16} - Yi_8/j_8 = (Yii_{16} - Yii_8) + (Yii_8 - Yi_8/j_8)$$

Ceci étant, deux classes et trois types de situations peuvent être reconnus (MATHER, 1969) :

a) *Antagonisme.*

On peut remplacer ce terme par *interférence*, si on le définit comme HARPER (1961). Deux types s'y distinguent :

— *la compétition*, définie par le fait qu'un individu profite aux dépens de l'autre,

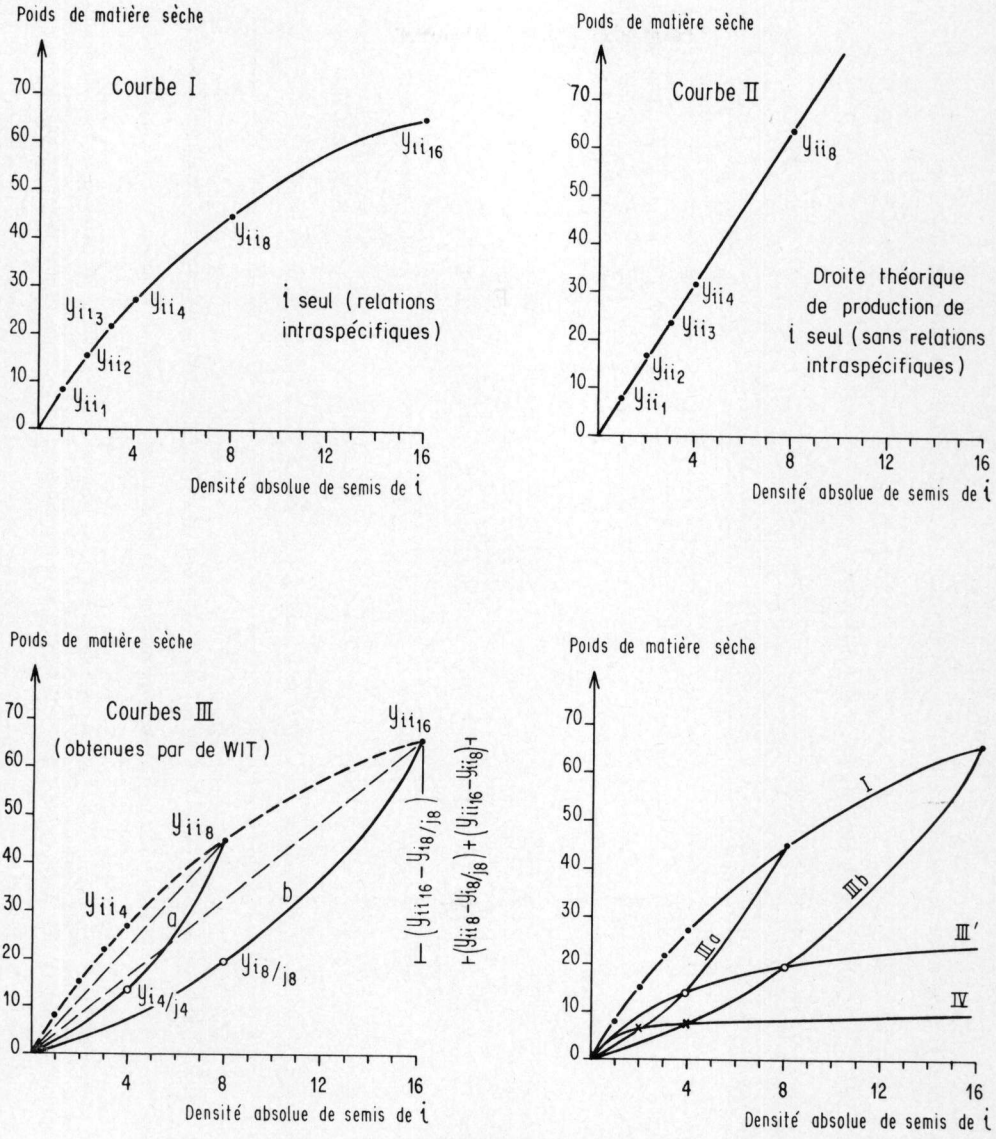


FIG. 1. — *Poids de matière sèche en fonction de la densité de semis dans différents cas de relations de voisinage entre plantes*

Courbe I : courbe de poids de matière sèche en fonction de la densité absolue de semis quand il y a des effets de densité.
Courbe II : production, fonction linéaire de la densité en l'absence de concurrence.
Courbes III : modèle de de WIT (1960) lorsque deux organismes *i* et *j* sont en mélange.
III *a* : courbe obtenue pour l'organisme *i* à la densité *absolue* constante de 8.
III *b* : courbe obtenue pour l'organisme *i* à la densité absolue constante de 16.
III′ : courbe de variation du poids de *i* pour la densité relative 1/2.
Courbe IV : courbe de variation du poids de *i* pour la densité relative 1/4.

TABLEAU I

Définition des différentes situations entraînées par les effets de groupe et résultats aux niveaux des associations

Nom de la situation	Aspect biométrique : nature des effets							Aspect physiologique
	Au niveau des éléments du groupe				Au niveau du groupe			
	$Yi/j - Yi/i$	$Yj/i - Yj/j$	$\frac{Yi/j}{Yii}$	$\frac{Yj/i}{Yjj}$	(1)	(2)	RYT (3)	
Antagonisme — Compétition	+	—	> 0,5	< 0,5	+	+	> 1	RYT > 1 Concurrence pour un espace partiellement différent ou croissance dans des niches partiellement différentes.
	+	—			+	0	> 1	
	+	—			+	—	> 1	
	+	—			0	—	1	
	+	—			—	—	< 1	
Antagonisme — Opposition	—	—	< 0,5	< 0,5	—	—	< 1	RYT = 1 Concurrence pour le même espace (au sens de de Wit) ou croissance exactement dans la même niche.
Coopération	+	+	> 0,5	> 0,5	+	+	> 1	RYT < 1 A côté de la concurrence pour le même espace, un effet désavantageux complémentaire est en jeu ou bien la croissance a lieu dans des niches partiellement non exploitées.
	+	+			+	0	> 1	
	+	+			+	—	> 1	
Neutralisme	0	0	0,5	0,5	0	0	1	

(1) $(Yi/j + Yj/i) - (Yi/i + Yj/j)$. Cette valeur a peu d'importance indicative puisque, pour les situations de compétition, elle peut être positive, négative ou nulle. Ceci dépend de la différence des performances en monoculture *et* du fait que l'organisme (génotype par ex.) de performance maximum (en monoculture) est avantagé ou désavantagé en association avec un organisme à performance plus faible.

(2) $(Yi/j + Yj/i) - Yii$ pour $Yii > Yjj$. Cette valeur est le plus souvent négative ; quand elle est positive, on peut avoir affaire à de la compétition ou à de la coopération.

(3) RYT = Somme des rendements relatifs $= \frac{Yij}{Yii} + \frac{Yj/i}{Yjj}$. $Yii = 2Yi/i$. Cette valeur est la seule qui indique les modalités d'interférence, et une même situation définie biométriquement — la compétition avec $(Yi/j - Yi/i) < 0$ et $(Yj/i - Yj/j) > 0$ — peut correspondre à chacune des modalités physiologiques.

— *l'opposition*, qui caractérise la situation où les deux organismes présentent un désavantage.

Le premier type est le plus souvent la conséquence de la recherche d'une ressource commune, selon la définition de DONALD (1963).

b) *Coopération.*

Elle conduit à la stabilité du maintien de plusieurs formes (DOBZHANSKY et BOESIGER, 1968), à la suite d'une *intégration* par *co-adaptation* (DOBZHANSKY, 1955).

Ces définitions des différentes situations entraînées par les effets de groupe sont basées plus sur la nature des manifestations que sur les processus (tabl. 1). Pour ces derniers il faut introduire la notion de concurrence pour l'espace de de WIT (1960).

Pour représenter graphiquement les différentes situations entraînées par les effets de groupe et leurs résultats aux niveaux des associations on peut utiliser la représentation de de WIT (fig. 2).

Tout en évitant de restreindre les réflexions à l'aspect sémantique du problème, certains termes doivent être rejetés (JACQUARD, 1968 *b*). Il faut rappeler la définition de SAKAI (1955) excluant les effets de densité.

4. — *Méthodologie d'analyse*

L'étude de k constituants n'est réalisable, simplement, qu'au niveau binaire. L'analyse d'associations de niveau supérieur est très complexe.

L'analyse des *associations* permet de décrire les « *cellules de concurrence* », composées de deux organismes, chacun d'eux pouvant être identifié et séparé de l'autre lorsqu'il s'agit de recueillir des données expérimentales (CHALBI, 1967 *b*). HARPER (1967) appelle *aptitude écologique à la combinaison* l'ensemble des mesures réalisées sur un groupe d'organismes dans des dispositifs *factoriels* et de leur analyse selon le *modèle diallèle* utilisé par un sélectionneur de végétaux pour étudier « l'*aptitude génétique à la combinaison* » d'une gamme de génotypes. Les conditions d'échantillonnage doivent être déterminées avec précision (CHALBI, 1967 *b*). L'ordre de grandeur des réponses peut aller de — 63 p. 100 à + 61 p. 100 (CHALBI, 1970).

Le modèle de GALLAIS (1970) conduit à des estimations voisines :

a) *effet producteur :* effet espèce de WILLIAMS (1962)
b) *effet partenaire :* effet associé de WILLIAMS (1962)
c) *aptitude à l'association* (ou mieux, au mélange),
d) *effet différentiel de concurrence* mesuré par l'analyse des différences.

L'utilisation des « *régressions* » permet d'estimer la stabilité.

Le *modèle des matrices de domination* caractérise chaque organisme par sa *puissance*, notion obtenue en pondérant le « poids » de la domination de cet organisme par le « poids » de son « partenaire » (JACQUARD, 1971).

5. — *Aspects génétiques* (JACQUARD, 1968 *c*)

Selon NGUYEN VAN (1968, 1969), il n'y a pas de commande polygénique de l'aptitude à la concurrence, laquelle est liée à des *caractères morphophysiologiques* dits d'agressivité (NGUYEN, 1969) tels que la précocité de montaison (NGUYEN,

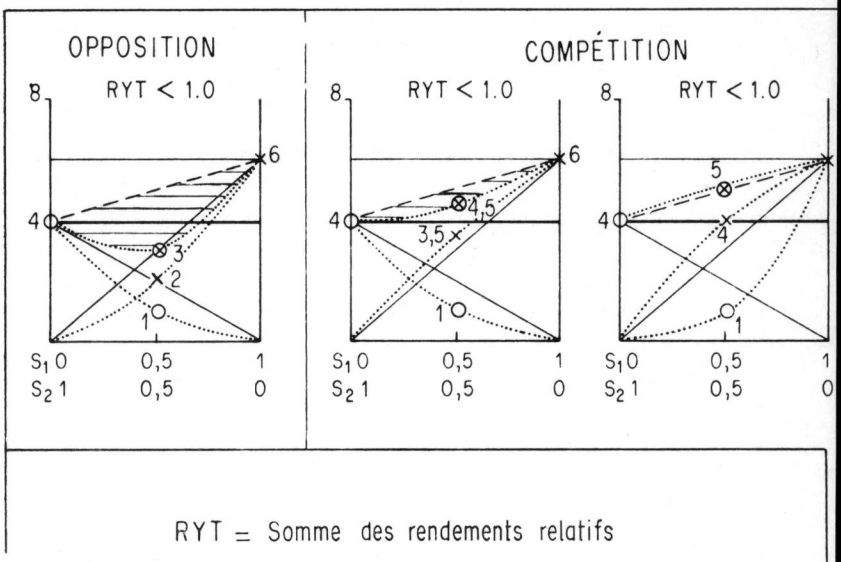
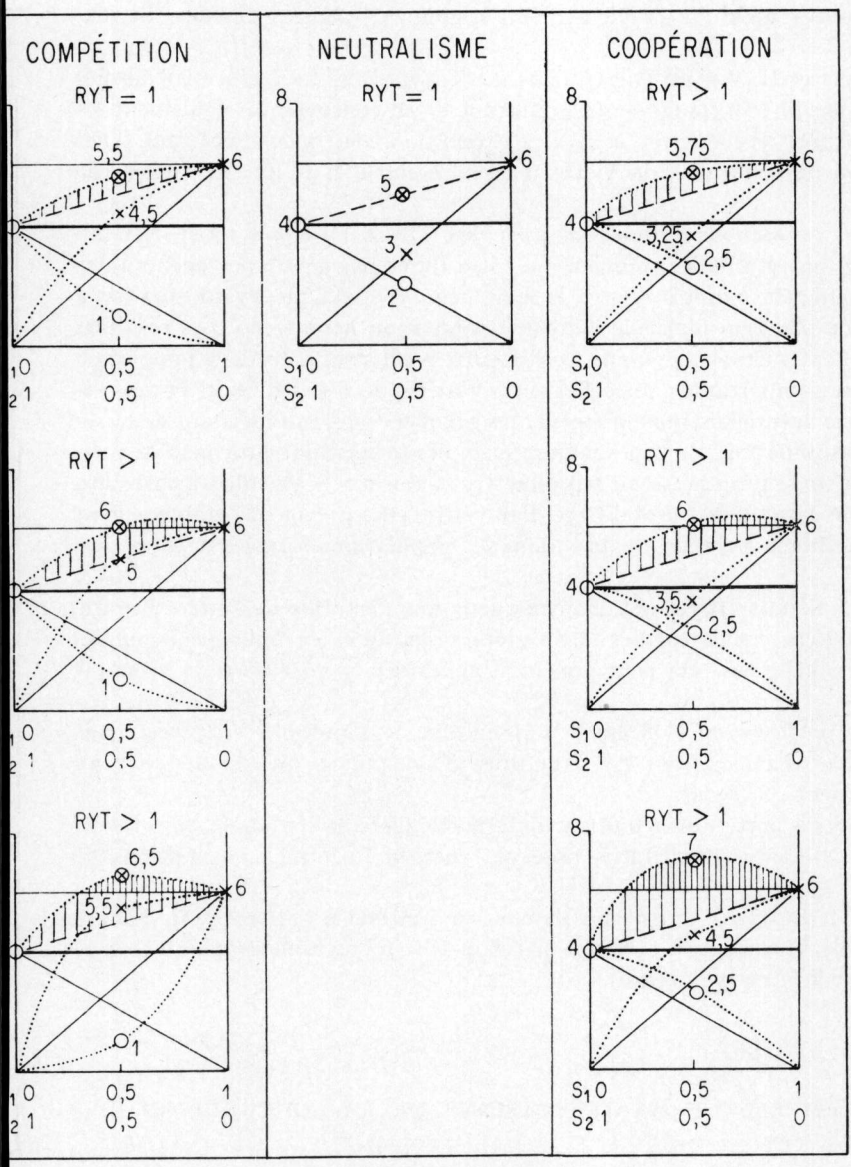


FIG. 2. — *Représentation* (selon le modèle de de WIT) *des différentes situati*
Cas de deux organismes S_1 et S_2 (de performances 6 et 4 respectiveme
Hâchures : horizontales, désavantage par rapport à $\frac{S_1 + S_2}{2}$ (*) ; verticales, avanta



raînées par les effets de groupe et leurs résultats aux niveaux des associations

cultures pures), en mélange 50 : 50. × = S_1 ; ○ = S_2 ; ⊗ = $S_1 + S_2$.

: rapport à (*) ; verticales serrées, avantage par rapport au meilleur constituant

1970 *a*). Ces caractères entrent en jeu dans les relations entre génotypes. Par contre, les relations entre individus dans une communauté monogénotypique sont principalement dues à la densité et/ou à la richesse du milieu (NGUYEN, 1970 *b*) ; elles y sont dépendantes aussi de la vigueur à l'origine des plantes (Trèfles, BLACK, 1958).

Selon BREESE et HAYWARD (1971), dans les écotypes, les individus sont unifiés par une expression phénotypique leur permettant de se concurrencer également les uns les autres. Après reproduction sexuée, les conditions de concurrence sont telles que l'élimination des plantules peut être massive comme dans les expériences de CHARLES (1966).

Structure des populations et situations sont liées (DEMARLY *et al.*, 1964). ALLARD et ADAMS (1969) ont étudié les interactions entre différents génotypes chez quatre variétés de Blé, quatre variétés d'Orge et huit génotypes d'Orge ayant survécu à 18 générations de sélection mutuelle dans une population hétérogène. Les résultats montrent que les interactions de premier ordre entre génotypes issus de la population sont beaucoup plus importantes que celles entre variétés de Blé et d'Orge. Par conséquent, la sélection naturelle semble préserver les génotypes qui interagissent de façon synergique. Des simulations de types déterministe et stochastique prévoient la fixation de la variété présentant la valeur reproductive la plus élevée en culture pure dans les populations de variétés de Blé et d'Orge. Par contre, elles prévoient l'établissement d'associations multigénotypiques stables dans les populations formées à partir des huit génotypes.

GRIFFING et ZSIROS (1971) ont montré que la manifestation de l'*hétérosis* varie avec le *milieu biotique*. En particulier *dans certaines conditions*, ce milieu peut complètement *masquer* l'hétérosis. On peut donc distinguer des *effets d'hétérosis directs et associés*.

Deux voies d'*adaptation* s'offrent : la définition de structures adaptées, mais aussi la recherche d'associations de structures génotypiques qui donneraient un rendement supérieur (N, 1970).

CHALBI (1971) a porté une attention toute particulière aux *relations qui existent entre différents caractères* quantitatifs observés chez la Luzerne en conditions de concurrence.

Les études de SUNESON (1956) ont redonné de l'intérêt à l'approche de l'adaptation par le biais des mélanges (GRIFFING, 1967). Une revue bibliographique sur ce problème est due à SIMMONDS (1962).

B. — EXEMPLES DE MANIFESTATIONS DE LA CONCURRENCE

1. — *Effets de densités*

Certains faits ayant été mis en évidence chez la *Luzerne* (DEMARLY *et al.*, 1964), MOKHTARZADEH (1964) a étudié quelques populations dans un dispositif approprié. La concurrence influe sur la morphologie ; on constate aussi qu'elle modifie la population (GUY, 1970).

a) *Évolution du peuplement.*

Plusieurs études ont été réalisées (BESSAC, 1967 ; JACQUARD, 1968 *a*). Une élimination se produit et le nombre de survivants diminue en conséquence (GUY, 1965). L'influence de l'implantation est persistante (BERTIN *et al.*, 1968).

b) *Variabilité.*

La variabilité entre ensembles d'individus s'écrase lors de l'augmentation de la contrainte de concurrence (JACQUARD et HANAN, 1970).

CHRISTOPHE (1973) a estimé pour deux caractères (hauteur et floraison), chez la Luzerne, les variances génétiques additives. Une analyse statistique des résultats lui a permis un ajustement linéaire entre les estimations de ces variances et le niveau de densité : pour les deux caractères, la variance génétique additive diminue quand la densité augmente ; il en est de même pour la variance intrafamille de la floraison. Pour la hauteur, au contraire, cette variance augmente. L'héritabilité des deux caractères diminue quand la densité augmente.

c) *Aspects morphologiques du rendement et de la qualité en culture dense de Luzerne.*

La densité ne joue que dans la gamme des fortes valeurs (DEMARLY *et al.*, 1964 ; BESSAC, 1967). Elle n'entraîne pas de variations du rapport feuille-tige ou de la composition (BESSAC, 1967).

d) *Rendement.*

On peut dire que le rendement est indépendant du peuplement dans une gamme importante de densités (DEMARLY *et al.*, 1964 ; JACQUARD *et al.*, 1967 ; BERTIN *et al.*, 1968) mais peut varier entre génotypes (GUY, 1967 ; BESSAC, 1967 ; JACQUARD 1968 *a* ; GUY *et al.*, 1969). Cette stabilité du rendement a été montrée pour de nombreuses espèces, citons uniquement ici le travail sur Blé de PUCKRIDGE et DONALD (1967).

2. — *Effets d'association*

Le bilan des situations rencontrées peut être concrétisé par la fréquence des cas dénombrables dans un échantillon de travaux sur Luzerne (CHALBI, 1967 *a*, 1967 *b*, 1969, 1970 ; DEMARLY *et al.*, 1964 ; essais de mélanges binaires à partir de 6 variétés, établis à Lusignan, Colmar et Rennes), sur Dactyle (EAGLES et WILLIAMS, 1971 ; LIBOIS, non publié), sur Blé (CHAPMAN *et al.*, 1969 ; BALDY, 1970, 1973) sur Avoine (QUALSET *et al.*, 1970 ; FREY *et al.*, 1967 ; ENGELKE, in SIMMONDS, 1962) (tabl. 2). *L'étude des relations entre composants y révèle notamment des situations de coopération,* en très faible nombre.

a) *Expression de la coopération.*

Un mélange de variétés d'Avoine apporte un bénéfice de 3 p. 100 au maximum, en conditions optimales, contre 9 p. 100 en conditions sous-optimales (FREY et MALDONADO, 1967).

TABLEAU 2

Bilan des différentes situations rencontrées dans un échantillon de données (publiées ou non) *pour des mélanges 50 : 50* (sauf indication particulière)

N : nombre ; % : pourcentage de supériorité, la plupart du temps donné sans son écart-type, alors que dans les rares cas où il a été calculé, il est en général important

Espèce	Caractère	Nature de la situation			*Intérêt agronomique des ass.* Supériorité par rapport						Référence
		Antagon.		Coop.	au meilleur constituant				à la meilleure culture pure		
					Compét.		Coopér.				
		Comp. + — N	Op. — — N	+ + N	N	%	N	%	N	%	
Luzerne	Nbre de feuilles	3	3	0	0						Chalbi (1967 *a*)
	Hauteur	1	5	0	0						—
	Nbre d'inflorescences	0	5	1	0						—
	Poids de matière sèche	0	3	0							— (1967 *b*)
	Nbre d'inflorescences	5	22	1	0		1	14			— (1969)
	Nbre de gousses	3	3	0	1	19					— (1970)
	Nbre de plantes levées		3				0				Demarly et coll. (1964)
	Rendement en MS		3				0				— —
	—		15			N = 7 de 1 à 26 %			2	8 et 15	Rennes en 1969
	—		—			N = 7 de 1 à 8 %			2	2 et 15	— — 1970
	—		—			N = 3 de 2 à 8 %			0		— — 1971
	—		—			N = 6 de 1 à 5 %			1	1	— — 1970-71
	—		—			N = 8 de 1 à 2 %			4	1 à 2	Lusignan en 1969
	—		—			N = 1 3 %			1	1	— — 1970
	—		—			N = 3 de 1 à 3 %			1	1	— — 1969-70
	—		—			N = 6 de 3 à 5 %			2	2 et 3	Colmar en 1970
Dactyle	Surface foliaire totale	3	0	0	1	9					Eagles et Williams (1971)
	Poids sec total/pl.	2	1	0	2	8 et 16					— —
	— des feuilles	2	1	0	1	12					— —
	— — gaines	2	1	0	2	10 et 11					— —
	— — racines	1	1	1	1	4	1	40			— —
	Parties aériennes (MS)	3	0	0	2	1 et 5			1	2	Libois (non publié)

TABLEAU 2 (*suite*)

Espèce	Caractère	Nature de la situation			*Intérêt agronomique des ass.* Supériorité par rapport au :						Référence
		Antagon.		Coop.	meilleur constituant				à la meilleure culture pure		
		Comp.	Op.		Compét.		Coopér.				
		+ —	— —	+ +							
		N	N	N	N	%	N	%	N	%	
Blé	Rendement		40		N = 12 de 2 à 24 % (A)				4	3 à 12	Chapman et coll. (1969)
	Poids de 1 000 grains		40		N = 11 de 1 à 6 % (C)				0	(B)	— —
	Rendement (MS) (1970)	2	0	1	0		0				Baldy (1973)
	— — (1971)	3	0	0	2	1 et 5			2	1 et 5	—
	— — (1971)	3	0	0	0						—
	— (grains)	3	0	1	1	3					—
	Poids d'un talle	3	0	0	1	1			1	1	Baldy (1970)
Avoine	Rendement		3				0				Qualset et coll. (1970)
	Verse		3				0				— —
	Hauteur		3		N = 2 1 % (D)						— —
	Précocité		3				0				— —
	Poids spécifique		3		N = 1 1 % (E)						— —
	Rendement		57		N = 4 3 % au maximum (F)						Frey et coll. (1967)
	—		57		N = 35 9 % au maximum (G)						— —
	—		13		N = 11 19 % au maximum						Engelke, in Simmonds (1962)

(A) dont 6 mélanges 90 : 10 et trois 75 : 25
(B) par rapport à la meilleure combinaison densité × variété
(C) dont quatre mélanges 90 : 10 et quatre 75 : 25
(D) dont un mélange 75 : 25
(E) mélange 75 : 25
(F) en conditions optimales
(G) en condition sous-optimales.

b) *Intérêt agronomique.*

Il résulte de la dynamique des populations hétérogènes (SAMMETA et LEVINS, 1970). La majorité des mélanges de variétés chez les végétaux rend soit autant, soit plus que la moyenne des constituants (SIMMONDS, 1962 ; SAMMETA, 1967) (tabl. 1), avec parfois dépassement de la performance du meilleur, seul cas où l'*augmentation de production* a une signification agronomique (ROY, 1960 ; FREY et MALDONADO, 1967 ; NUDING, FRANKEL, BORLAUG pour le Blé, JENSEN, SANDFAER et GRIFFITHS pour l'Avoine, SANDFAER et GUSTAFSSON pour l'Orge, *in* SIMMONDS, 1962) (tabl. 3).

TABLEAU 3

Fréquence et niveau relatif du cas le plus avantageux pour le rendement de variétés de céréales en mélanges comparées à leurs composants

(d'après SIMMONDS, 1962)

Culture	Performance du mélange par rapport au :				Auteur
	constituant moyen			meilleur constituant	
	<	=	>		
Blé	4	18	16	+ 1 p. 100	NUDING, FRANKEL, BORLAUG
Avoine	0	1	18	gain non précisé	JENSEN, SANDFAER, GRIFFITHS
Orge	1	1	7	+ 2 p. 100	SANDFAER, GUSTAFSSON,
Riz	8	14	9	+ 11 à 20 p. 100	ROY (1960)
Totaux	13	34	50		

L'exemple le plus conséquent de gain d'une association par rapport au meilleur constituant semble être celui relatif au poids des racines dans le mélange de deux populations naturelles de Dactyle (EAGLES et WILLIAMS, 1971). La série d'essais de CHAPMAN *et al.* (1969) doit aussi retenir l'attention (fig. 3).

L'intérêt peut être aussi une *augmentation de la stabilité*, de *l'adaptabilité*, dont le degré est une mesure du potentiel évolutif (DOBZHANSKY et BOESIGER, 1968). Certains hybrides produisent plus que les mélanges correspondants de lignées mais ont tendance à être moins stables (SAMMETA, 1967). REICH et ATKINS (1970) ont mesuré la stabilité du rendement chez le Sorgho-grain (tabl. 4). On peut citer aussi : ALLARD (1961), JENSEN (1966), PFAHLER (1965 *a* et *b*), MARSHALL (1968). Mais le phénomène de meilleure stabilité des mélanges ne se produit pas toujours (CLAY et ALLARD, 1969). PAHLEN (1972) a étudié le rendement et le type de stabilité d'une variété d'Orge de brasserie, de cinq de ses mutants, et des mélanges binaires correspondants.

Deux expérimentations méritent une attention spéciale :

— les essais sur Soja, LIN et TORRIE (1971) y ont analysé la culture de mélanges, mettant en évidence une *surcompensation* (tabl. 5). SCHUTZ et BRIM (1967) avaient

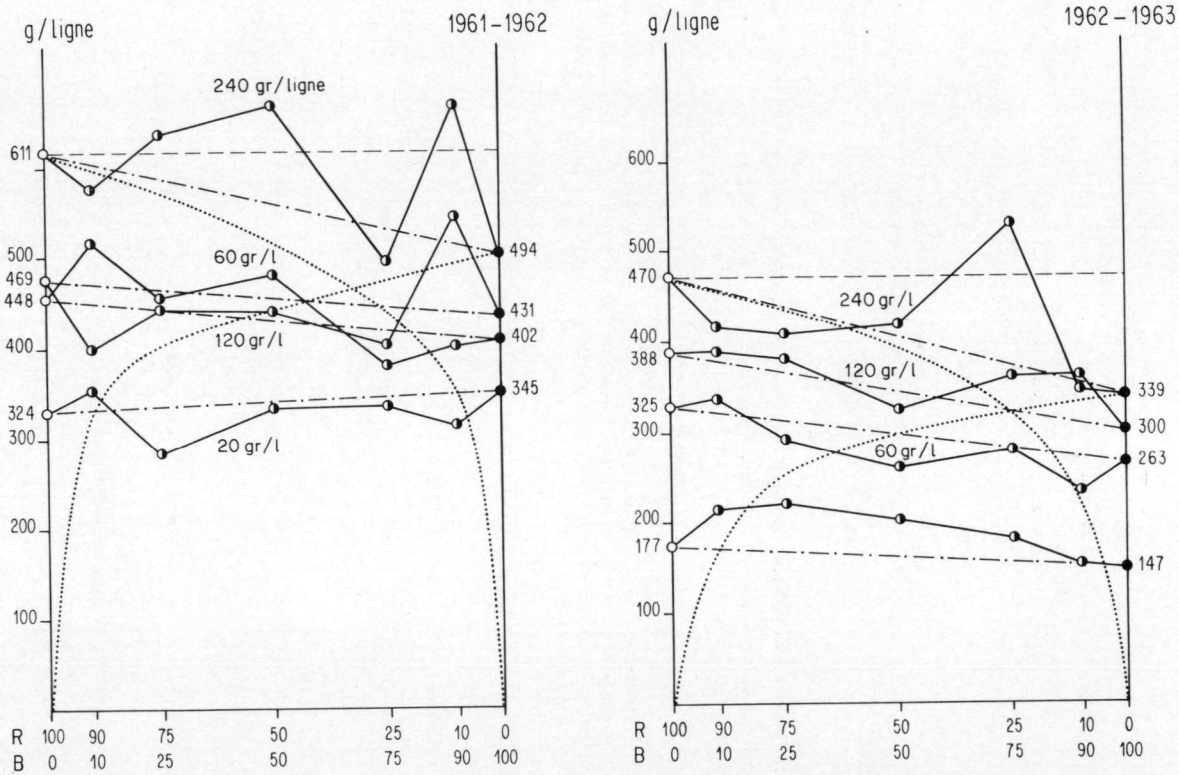


FIG. 3. — *Représentation graphique des résultats de rendement de mélanges de blé* (d'après CHAPMAN *et al.*, 1969)

Chez les céréales, cette série d'essais doit retenir l'attention (cf. aussi tabl. 2). On y constate que le mélange y est souvent supérieur au meilleur constituant. Cependant les combinaisons les plus intéressantes ne sont pas les mêmes d'une année à l'autre, en ce qui concerne la production de grain.

TABLEAU 4

Stabilité, exprimée d'après le coefficient de régression, du rendement et des composantes du rendement de quatre types de populations de sorgho-grain (d'après REICH et ATKINS, 1970) : les mélanges d'hybrides sont les types de populations les plus productifs et sont très stables.

Types de populations	Caractères			
	Rendements en grains	Panicules/plantes	Grains/panicules	Poids du grain
Parents (lignées)	1,028	0,646**	1,011	1,084
Mélanges de parents (deux à deux)	1,087*	0,688**	0,897*	1,155
Hybrides (F_1)	0,936	1,220*	1,035	0,898**
Mélanges des hybrides (deux à deux)	0,963	1,270*	1,062	0,906**

* et ** : significativement différent de 1.00 aux niveaux de probabilité 5 et 1 p. 100, respectivement.

TABLEAU 5

Augmentation (+) *ou diminution* (—) *du rendement de génotypes de soja, en lignes alternées simples, comparé au composant moyen et au meilleur composant cultivé seul* (moyennes pour différents types de mélange) (en kg/ha) : pour deux groupes de précocité, et en utilisant quatre génotypes dans chaque groupe.

Types de mélanges	Distance entre lignes			
	46 cm		91 cm	
	Moyen	Meilleur	Moyen	Meilleur
Groupe I :				
Binaires	+ 83*	+ 23	+ 48	— 29
Ternaires	+ 78*	+ 6	— 4	— 152**
Groupe II :				
Binaires	+ 64*	— 6	— 12	— 61
Ternaires	+ 25*	— 89	— 48	— 135**

* et ** : significatif aux niveaux de probabilité de 5 et 1 p. 100.

déjà observé de tels phénomènes avec certains génotypes et trouvé, en outre, que tous les mélanges possibles entre quatre lignées dépassaient les rendements moyens des composants. L'existence de ces effets est en opposition avec les idées de SAKAI (1955). BRIM et SCHUTZ (1968) ont établi une équation pour prévoir les estimées des performances de mélanges de cultivars de Soja, en fonction de leur hétérogénéité,

— l'essai de RHODES (1970) qui a réalisé un travail semblant prometteur avec des mélanges de quatre génotypes de Ray-grass (tabl. 6).

TABLEAU 6

Rendement cumulé de quatre génotypes de ray-grass en mélange par rapport à leurs constituants (g/parcelle de 450 cm²) (% : avantage relatif) : résultats de deux mélanges binaires qui, en coupe non fréquente, produisent plus que leur composant de meilleur rendement, en culture pure.

Mélanges	Rendements du :		
	mélange	meilleur constituant	meilleur génotype en pur
3 + 5	78,2	70,5 (+ 11 %)	70,5 (+ 11 %)
8 + 10	72,1	66,0 (+ 9 %)	70,5 (+ 2 %)

c) *Processus.*

— *Protection contre les maladies :* au regard des populations de pathogènes, la stabilité est liée à la notion de « base génétique ». (SIMMONDS, 1962).

— *Stimulation :* elle se rencontre quand l'un ou les deux constituants fournit l'autre de quelque stimulant positif de telle façon que le second croît mieux qu'il ne l'aurait fait en l'absence du premier (ALLEE *et al.*, 1949). Chez le Riz, l'hypothèse de l'*intervention d'un facteur chimique* a été ainsi avancée (ROY, 1960). En fait, on connaît surtout des inhibitions dues à des médiateurs chimiques (WHITTAKER, 1970 ; WENT, 1970).

— *Annidation :* c'est l'utilisation de *niches écologiques* différentielles, niche étant défini dans le sens de HUTCHINSON (1957). Chaque composant croît indépendamment de l'autre de telle manière qu'il réagit plus à sa propre densité qu'à celle de l'autre (LUDWIG, 1950).

— *Compensation :* dans les mélanges la production des plantes non désavantagées bénéficie d'un accroissement des disponibilités (FREY et MALDONADO, 1967).

— *Succession* dans le temps.

Selon THROCKMORTON (cité par SAMMETA et LEVINS, 1970), l'absence d'observations sur les équilibres est due au fait que l'environnement expérimental ne permet pas une adaptation. Quelques expériences fournissent des indications : atteinte d'un équilibre par sélection dépendante des fréquences et interaction positive entre composants (PUTWAIN et HARPER, 1972 ; KHAN et BRADSHAW, en préparation) ; oscillations de l'aptitude à la concurrence résultant de différences de densités des composants et de forces sélectives agissant sur les composants (PIMENTEL *et al.*, 1965) ; divergence mutuelle du comportement conduisant à l'élimination de la lutte entre groupes (SEATON et ANTONOVICS, 1967).

d) *Amélioration pour la coopération.*

L'exemple-clé toujours cité dans la littérature est celui des croisements composites d'Orge commencés par HARLAN en 1929 (SIMMONDS, 1962).

TABLEAU 7

Résultats d'un essai de mélange entre variétés de dactyle (G : « Germinal » ; P : « Prairial ») *implanté à la Station d'Amélioration des Plantes de Lusignan* (GALLAIS, non publié) (1)

Année	Culture	1re Coupe	2e Coupe	1re + 2e Coupe	3e Coupe	4e Coupe	5e Coupe	Total (été + automne)	Total annuel
1966	100 % G	675	677	1 352	666	262	—	928	2 281
	50 G + 50 P	639 (— 5 %)	858 (— 25 %)	1 497 (— 4 %)	769* (+ 15 %)	263 (0 %)	—	1 033* (+ 11 %)	2 530* (+ 2 %)
	100 % P	422	1 143	1 565	664	239	—	904	2 469
1967	100 % G	630	1 250	1 880	527	817	—	1 344	3 224
	50 G + 50 P	661 (+ 5 %)	1 567 (— 17 %)	2 228 (+ 1 %)	641* (+ 14 %)	873* (+ 7 %)	—	1 515* (+ 13 %)	3 743* (+ 7 %)
	100 % P	315	1 882	2 197	564	731	—	1 295	3 492
1968	100 % G	584	1 112	1 696	594	320	417	1 331	3 027
	50 G + 50 P	503 (— 14 %)	1 097 (— 25 %)	1 600 (— 6 %)	649* (+ 9 %)	350 (0 %)	459* (+ 10 %)	1 458* (+ 10 %)	3 058 (+ 1 %)
	100 % P	198	1 454	1 659	554	350	379	1 283	2 942
1966-68	100 % G	1 889	3 039	4 928	1 787	1 399	417	3 603	8 531
	50 G + 50 P	1 803 (— 5 %)	3 522 (— 21 %)	5 325 (— 2 %)	2 059 (+ 15 %)	1 486 (+ 6 %)	459 (+ 10 %)	4 004 (+ 11 %)	9 329 (+ 5 %)
	100 % P	935	4 479	5 414	1 782	1 320	379	3 481	8 895

(1) Première coupe au « point 10 cm » de G ; 2e Coupe : 5 semaines après ; autres coupes : toutes les 6 semaines.
* Mélange supérieur au meilleur constituant en pur (P = 0,05).
( ) Écart en p. 100 du meilleur constituant.

Les associations de variétés de Dactyle dépassent parfois le meilleur constituant, toutefois d'une façon pas toujours significativement supérieure à la meilleure culture pure (N., 1970) (tabl. 7). GALLAIS (1973 *a*) donne des résultats de coopération pour différents caractères : nombre de talles, longueur des talles. Le comportement d'associations de génotypes de Ray-grass anglais a aussi été étudié (MANSAT, RENÉ, NGUYEN, *in* N., 1970).

La recherche de caractéristiques favorables à l'aptitude à l'association est à poursuivre. C'est dans ce cadre que se situe l'étude de la concurrence entre populations naturelles de *Dactylis glomerata* conduite par EAGLES et WILLIAMS (1971). Dans une première publication, EAGLES (1967) insiste sur les modifications de port induites par le milieu et dans une seconde (EAGLES et WILLIAMS, 1969) sur l'interaction milieu × aptitude à la concurrence. L'effet du génotype est alors fondamental. Les résultats d'une étude de THOMSON (1970) sont moins encourageants. *Souvent, les cultures pures sont supérieures aux associations, mais des aptitudes particulières existent.*

Les avantages des mélanges présentent trois aspects :

a) L'adaptation particulière de certaines populations bien définies est manifestée par la supériorité au regard du meilleur constituant. Les résultats d'expériences sur les effets de la sélection naturelle quant à la survie des lignées composantes des mélanges d'autogames strictes, passés en revue par SIMMONDS (1962), suggèrent que de tels mélanges ne sont pas fixés et doivent être régulièrement reconstitués ;

b) les mélanges sont plus stables ;

c) l'adaptation à long terme aux maladies est un avantage. Ce fait a été reconnu par HANNA (1957) pour le Blé, puis par BORLAUG (1959).

C. — CONCLUSIONS

Dans une végétation, l'un des aspects importants concerne bien les effets de groupe. FRANKEL (1950) écrit : « Depuis les débuts de l'amélioration des plantes, l'uniformité a été recherchée avec une grande détermination. »

Si l'on se fixe une hétérogénéité raisonnée comme objectif, un modèle séparant *les effets « densité » et « relations »* est nécessaire. GALLAIS (1973 *b*) a discuté les rapports entre méthodes de sélection et concurrence en présentant les moyens de contrôler les effets.

L'utilisation des effets de groupe en amélioration des plantes suppose la définition de critères et la mise au point de cribles (tabl. 8). Au niveau des génotypes, le choix se portera sur des effets moyens producteurs forts et partenaires faibles ou nuls, leur réunion conférant une aptitude à la stimulation, aboutissant au niveau des associations à des situations de coopération. Une autre alternative est la recherche d'aptitudes moyennes ou particulières à la surcompensation. Dans tous les cas, le critère d'optimisation sera le meilleur niveau absolu des performances par rapport au meilleur partenaire testé.

L'appréciation de la concurrence entre génotypes suppose enfin la mise au point de techniques adéquates (FEHR, 1973). Ainsi des lignes jumelées sont plus faciles à manipuler. La concurrence entre de telles lignes constituées de cultivars de Soja a

TABLEAU 8

Stratégie des programmes d'amélioration pour le rendement en concurrence et signe du gain génétique prévu (en partie d'après GALLAIS, 1973 *b*)

Bases du choix	Rendement en plantes isolées			Index en plantes isolées	Effet direct (*d*)	Effet direct (*d*) et effet associé (*a*) (GRIFFING, 1967)		
						Aptitude générale à l'association	Aptitude particulière à l'association	Index combinant *a*) et *d*)
Covariance	Plantes isolées-Gazon dense				Effet direct-effet associé			
Signe du gain	—	0	+	+	—	0	+	+
Dispositifs requis	Plantes isolées-parcelles en pur				Parcelles d'association (entre individus, entre lignes)			
					Nombre réduit d'associations entre un grand nombre de partenaires.		Réalisation de toutes les associations possibles entre un faible nombre de partenaires	
Paramètres mesurés	Rendement			Composantes des performances en plantes isolées et rendement en gazon	Effet producteur	Effets moyens : producteur, partenaire. Aptitude moyenne à l'association	Aptitude particulière à l'association	Effets moyens, aptitudes moyennes et particulières
Biométrie	Régressions, Corrélations simples			Analyse de la structure des données (composantes principales, correspondances)	Analyse de la variance	Analyse factorielle de la variance (modèle diallèle)		
	Stabilité des performances évaluée dans une gamme étendue d'environnements							

été comparée à celle observée dans des mélanges 1 : 1, cultivés en parcelles monolignes, pour 9 couples de génotypes, récoltés séparément et dont les performances de rendement en graines étaient confrontées à celles des monocultures. On a ainsi pu montrer qu'un tel dispositif de parcelles en lignes jumelées est efficace pour déterminer l'aptitude à la concurrence : les accroissements ou diminutions relatives de rendement, cultivar par cultivar, sont identiques en mélange sur la ligne et en lignes jumelées. Mais les données de cette étude montrent que pour certains écartements entre lignes, la simulation du rendement en mélange n'est pas parfaite. Ceci étant, l'auteur conclut quand même que les lignes jumelées demeurent le dispositif pratique le meilleur, comparé aux parcelles en poquet ou aux parcelles avec lignes de bordure. L'effet de l'orientation des lignes a également été évalué. Un moyen d'éliminer le biais causé par cet effet consiste à alterner la position des cultivars d'un couple, d'une répétition à l'autre. Cette mise au point des dispositifs doit évidemment se faire pour chaque type de plante cultivée.

Reçu pour publication en novembre 1974.

SUMMARY

INTRASPECIFIC COMPETITION AND POTENTIALITIES OF YIELD

The studies undertaken until now on a certain number of organisms have brought out the importance of group effects. The definition of different situations (antagonism and cooperation), according to the nature of the manifestations is necessary.

The studies can only be carried out on a binary level. The models used are :

1) The diallel permitting to decompose the abilities,
2) The use of regression.

The genetic aspects concern the structure of populations (in relation to the situations).

Under certain conditions the biotic environment hides, in particular, heterosis. According to cultures, cooperation behaviours may appear and there exist specific abilities to association. The data given concern more particularly cereals and fodder plants.

To conclude one of the important aspects in a vegetation is that of group effects. Their use in plant improvement implies the definition of criteria and the designing of screens.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLARD R. W., 1961. Relationship between genetic diversity and consistency of performance in different environnements. *Crop Sci.*, **1**, 127-133.

ALLARD R. W., ADAMS J, 1969. Population studies in predominantly self-pollinating species. XIII. Intergenotypic competition and population structure in barley and wheat. *Amer. Naturalist*, **103**, 934, 621-45.

ALLEE W. C., EMERSON A. E., PARK O. T., SCHMIDT K. P., 1949. *Principles of Animal Ecology*. W. B. Saunders, Philadelphie, 837 p.

BALDY Ch., 1970. Phénomènes de compétition au cours de la croissance de blés cultivés en association ligne à ligne. *V^e Coll. Ecologie*, E. N. S., Paris, ronéo, 3 p.

BALDY Ch., 1973. *Étude de peuplements de blé tendre* (Triticum aestivum *L. EM. THIEL.*). *Croissance, répartition de la lumière, et assimilation nette.* Thèse Doc. Ingénieur, Fac. Sci., Paris-Sud, Centre d'Orsay, 119 p.

BERTIN G., GUY P., HUGUET L., 1968. Culture et utilisation de la Luzerne. *Rev. Agric. France*, **72**, 7-15.

BESSAC J. P., 1967. Influence de la densité et de l'écartement sur quelques caractéristiques quantitatives et qualitatives de la Luzerne. *Fourrages*, **30**, 13-21.

BLACK J. N., 1958. Competition between plants of different initial seed sizes in swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) with particular reference to leaf area and the light microclimate. *Aust. J. agri. Res.*, **9**, 299-318.

BORLAUG N. E., 1959. The use of multilineal or composite varieties to control airborne epidemic diseases of self-pollinated crop plants. *Proc. 1° intern. Wheat Genet. Symp.*, 12-26.

BREESE E. L., HAYWARD M. D., 1967. The genetic basis of present breeding methods. *Eucarpia*, Sect. Plantes Fourragères, I. N. R. A., Versailles, 39-53.

BRIM C. A., SCHUTZ W. M., 1968. Intergenotypic competition in soybeans. II. Predicted and observed performance of multiline mixtures. *Crop Sci.*, **8**, 6, 735-9.

CHALBI N., 1967 *a*. La compétition entre génotypes et ses effets sur les caractères quantitatifs de la Luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, **17** (1), 67-82.

CHALBI N., 1967 *b*. Biométrie et analyse quantitative de la compétition entre génotypes chez la Luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, **17** (2), 119-58.

CHALBI N., 1969. *Contribution à l'étude des phénomènes d'interaction biologique entre génotypes en association et leur interprétation biométrique*. Thèse Doc. État, Fac. Sci., Paris, 249 p.

CHALBI N., 1970. Mise en évidence d'aspects génétiques dans les associations de génotypes chez la Luzerne. *V^e Coll. Ecologie*, E. N. S., Paris, ronéo, 11 p.

CHALBI N., 1971. Relations entre différents caractères quantitatifs dans les associations de génotypes chez la Luzerne et conséquences. *Quad. Sper. Ist. Forag.*, **3**, 87-100.

CHAPMAN S. P., ALLARD R. W., ADAMS J., 1969. Effect of planting rate and genotypic frequency on yield and seed size in mixtures of two wheat varieties. *Crop Sci.*, **9**, 5, 575-6.

CHARLES A. H., 1966. Variation in grass and clover populations in response to agronomic selection pressures. *Proc. 10th Intern. Grassld Congr.*, 626-629.

CHRISTOPHE C., 1973. Action de la densité de plantation sur des paramètres génétiques de la Luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, **23** (1), 67-76.

CLAY R. E., ALLARD R. W., 1969. A comparison of the performance of homogeneous and heterogeneous Barley populations. *Crop Sci.*, **9**, 407.

DEMARLY Y., GUY P., CHESNEAUX M. T., 1964. Analyses préliminaires de la compétition chez les luzernes. *Ann. Amélior. Plantes*, **14** (2), 131-55.

DOBZHANSKY T., 1955. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **20**, 1-15.

DOBZHANSKY Th., BOESIGER E., 1968. *Essais sur l'évolution* Masson Ed., Paris, 182 p.

DONALD C. M., 1963. Competition among crop and pasture plants. *Adv. Agron.*, **15**, 1-118.

EAGLES C. F., 1967. The effect of temperature on vegetative growth in climatic races of *Dactylis glomerata* in controlled environments. *Ann. Bot.* N. S., **31**, 31-39.

EAGLES C. F., WILLIAMS D. H., 1969. Effect of environment on competitive ability of two natural populations of *Dactylis glomerata* L. *J. agric. Sci.*, Camb., **72**, 271-272.

EAGLES C. F., WILLIAMS D. M., 1971. Competition between natural populations of *Dactylis glomerata*. *J. agri. Sci.*, **77**, 187-93.

EUCARPIA 1971. *Glossaire de termes et définitions*. Groupe Travail « Compétition et sélection des Plantes Fourragères », miméo, 31 p.

FEHR W. R., 1973. Evaluation of intergenotypic competition with a paired-row technique. *Crop Sci.*, **15**, 3, 572-572.

FRANKEL D. H., 1950. The development and maintenance of superior genetic stocks. *Heredity*, **4**, 89-102.

FREY K. J., MALDONADO U., 1967. Relative productivity of homogeneous and heterogeneous oat cultivars in optimum and suboptimum environments. *Crop Sci.*, **5**, 7, 532-5.

GALLAIS A., 1970. Modèle pour l'analyse des relations d'associations binaires. *Biométr. Praxim.*, **11**, 2-3, 51-80.

GALLAIS A., 1973 *a*. Competition and breeding for yield in cocksfoot, in *Evaluation of breeding material in herbage crops*, Eucarpia, Report Fodder Crops Meeting, Dublin, 4-7 sept. 1972, 201-232.

GALLAIS A., 1973 *b*. Some factors affecting strategy of breeding for yield in cross-fertilized forage plants. *Proc. First Meeting Sect. Biometrics in Plant Breeding*, Eucarpia, Hannovre, 9-19.

GRIFFING B., 1967. Selection in reference to biological groups. I. Individual and group selection applied to populations of unordered groups. *Aust. J. biol. Sci.*, **20**, 127-39.

GRIFFING B., ZSIROS E., 1971. Heterosis associated with genotype-environnement interactions. *Genetics*, **68**, 443-55.

GUY P., 1965. La compétition intraspécifique chez les plantes fourragères. *Fourrages*, **22**, 12-27.

GUY P., 1967. La production de Luzerne et de Trèfle violet en culture pure ou associée. *Journée Inform. I. T. C. F.* 17-22.

GUY P., 1970. Quelques aspects de la morphologie d'une Luzerne en couvert végétal dense. *V^e Coll. Écologie*, E. N. S., Paris ronéo 5 p.

GUY P., GENIER G., PORCHERON A., 1969. Relations between quality and yield in lucerne. *Meeting Eucarpia Fodder Crops Section*, Aberystwyth, Grande-Bretagne.

GUY P., GENIER G., PORCHERON A., 1971. Objectifs et critères de sélection pour l'amélioration du rendement et de la qualité de *Medicago sativa*. *Symp. luzerne trèfle violet*, Piestany, Tchécoslovaquie, 8 p. ronéo.

HANNA W. F., 1957. Genetics in relation to crop protection. *Proc. II intern. Plant Prot. Conf.*, Fernhurst, 31-41.

HARPER J. L., 1961. Approaches to the study of plant competition, in *Mechanisms in Biological Competition*, Symp. Soc. Exptl. Biol., **15**, 1-39.

HARPER J. L., 1967. A Darwinian approach to plant ecology. *J. Ecology*, **55**, 2, 247-70.

HUTCHINSON G. E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **22**, 415-27.

JACQUARD P., 1968 *a*. Manifestation et nature des relations sociales chez les végétaux supérieurs. *Œcol. Planta.* **3**, 137-68.

JACQUARD P., 1968. *b*. *Étude des relations sociales dans les peuplements végétaux : cas particulier de quelques graminées et légumineuses plurianuelles*. Thèse Doc. État, Fac. Sciences, Montpellier, 173 p.

JACQUARD P., 1968 *c*. *Génétique et écologie*. 2e Thèse Doc. État, 18 p.

JACQUARD P., 1970 *a*. Études sur les relations sociales dans les peuplements végétaux : Mise au point sur les travaux effectués à la Station d'Amélioration des Plantes Fourragères de Lusignan. *Bull. Soc. Écologie*, **2**, 34-39.

JACQUARD P., 1970 *b*. La notion de relations sociales dans le domaine végétal. *Ve Coll. Écologie*, E. N. S. Paris, ronéo, 36 p.

JACQUARD P., 1971. *Relations dans les peuplements de végétaux supérieurs*. Cours D. E. A., Écologie, Univ. Sc. et Tech. Montpellier, ronéo, 74 p.

JACQUARD P., GUY P., GENIER G., 1967. Les interférences biologiques chez la Luzerne. *Symp. prod. util. Luzerne, Acta Univ. Agri. Brnö*, 25-33.

JACQUARD P., HANAN A., 1970. Variability of competition responses for 14 alfalfa « genotypes ». *Eucarpia*, Sect. Plantes fourragères, I. N. R. A., Versailles, 237-58.

JENSEN N. F., 1965. Multiline superiority in cereals. *Crop Sci.*, **5**, 566-568.

KHAN M. A., BRADSHAW A. D. Population interrelationships. II. Frequency dependent fitness in *Linum*. (En préparation).

LIN C. C., TORRIE J. H., 1971. Alternater ow multistrain culture in soybeans. *Crop Sci.*, **11**, 3, 331-334

LUDWIG W., 1950. Zur Theorie der Konkurrenz. Die Annidation (Ein Ischung) alls funfter Evolutions-Faktor. *Neue Ergebnisse in probleme der Zoologie* (Klattfestschrift), 516-537.

MARSHALL D. R., 1968. *Relationship between level of genetic diversity and populational buffering in mixtures of grain sorghum*. Ph. D. Dissertation, Univ. Calif. Davis.

MATHER K., 1969. Selection through competition. *Heredity*, **25**, 529-40.

MOKHTARZADEH A., 1964. *Étude de dispositifs permettant l'étude de la compétition entre génotypes différents chez les végétaux supérieurs*. 2e Thèse Doct. Univ. (mention Sciences), Univ. Paris, ronéo, 20 p.

N., 1970. Relations sociales dans les communautés de plantes fourragères. *Fourrages*, **41**, 73-94.

NGUYEN VAN J., 1968. L'effet de l'extériorisation de la précocité de montaison, induite par la vernalisation, sur la capacité de compétition. *Ann. Amélior. Plantes*, **18**, (4), 391-403.

NGUYEN VAN J., 1969. Structures, sensibilités et modalités d'action des caractères d'agressivité. *Ann. Amélior. Plantes*, **19** (4), 391-403.

NGUYEN VAN J., 1970 *a*. Étude d'un caractère d'agressivité chez les graminées : la précocité de montaison. *Ann. Amélior. Plantes*, **20** (3), 345-61.

NGUYEN VAN J., 1970 *b*. *Études expérimentales sur la compétition entre végétaux supérieurs*. Thèse Doc. État, Fac. Sci., Paris, 162 p. ronéo.

PAHLEN A., (von der), 1972. Rendimiento y estabilidad en mezclas de mutantes de cebada, in *Induced mutations and plants improvement*, I. A. E. A., Vienne, 369-85.

PFAHLER P. L., 1965. Genetic diversity for environmental variability within the cultivated species of *Avena*. *Crop Sci.*, **5**, 47.

PFAHLER P. L., 1965. Environmental variability and genetic diversity within populations of Oats (cultivated species of *Avena*) and Rye (*Secale cereale* L.). *Crop Sci.* **5**, 271.

PICARD J., SIGWALT C., 1960. Liaison entre peuplement et rendement en grain chez la Féverole (*Vicia faba* L.). *Ann. Amélior. Plantes*, (2), 168-75.

PIMENTEL D., FEINBERG E. H., WOOD P. W., HAYNES J. T., 1965. Selection, spatial distribution, and the co-existence of competing fly species. *Amer. Naturalist.*, **99**, 97-109.

POISSONET P., 1972. Relations de voisinage entre végétaux d'une formation herbacée dense : dispositif expérimental et paramètres de la production. *Œcol. Plant.*, **7**, 23-43.

PUCKRIDGE D. W., DONALD C. M., 1967. Competition among wheat plants sown at a wide range of densities. *Aust. J. agric. Res.*, **18**, 193-211.

PUTWAIN P. D., HARPER J. L., 1972. Studies in the dynamics of plant populations. V. Mechanisms governing the sex ratio in *Rumex acetosa* and *R. acetosella*. *J. Ecol.*, **60**, 113-129.

QUALSET C. O., GRANGER R. M., 1970. Frequency dependent stability of performance in oats. *Crop Sci.*, **10**, 385-389.

REICH V. H., ATKINS R. E., 1970. Yield stability of four population types of grain Sorghum, *Sorghum bicolor* (L.) MOENCH, in different environment. *Crop Sci.*, **10**, 511-517.

RHODES I., 1970. The production of contrasting genotypes of perennial raygrass (*Lolium perenne* L.) in monocultures and mixed cultures of varying complexity. *J. Brit. Grassld. Soc.*, **25**, 285-288.

ROTILI P., ZANNONE L., 1971. The use of competition in the breeding of Lucerne. *Quad. Sper. Ist. Forag.*, **3**, 41-86.

ROY S. K., 1960. Interaction between rice varieties. *J. Genet.* **57**, 137-52.

SAKAI K. I., 1955. Competition in plants and its relation to selection. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **20**, 137-157.

SAMMETA K. P. V., 1967. The effects of heterogeneity and performance of a Barley population. *Diss. Abstr.*, **28**, 1801-B.

SAMMETA K. P. V., LEVINS R., 1970. Genetics and ecology. *Annu. Rev. Genet.*, **4**, 469-488.

SCHUTZ W. M., BRIM C. A., 1967. Intergenotypic competition in Soybeans. I. Evaluation of effects and proposed field plot design. *Crop Sci.*, **7**, 371-376.

SEATON A. P. C., ANTONOVICS J., 1967. Population interrelationships. I. Evolution in mixtures of *Drosophila* mutants. *Heredity*, **22**, 19-33.

SIMMONDS N. W., 1962. Variability in crop plants, its use and conservation. *Biol. Rev.*, **37**, 422-65.

SUNESON C. A., 1956. An evolutionary plant breeding method. *Agron. J.*, **48**, 188-191.

THOMPSON A. J., 1970. Analyses of yield from a competition trial with perennial Raygrass. *J. Brit. Grassld. Soc.*, **25**, 309-313.

WENT F. W., 1970. Plants and the chemical environment. in : *Chemical Ecology*. I. SONDHEIMER et J. B. SIMEONE (Éd.), Academic Press, New York, 71-82.

WHITTAKER R. H., 1970. The biochemical ecology of higher plants. In : *Chemical Ecology*, E. SONDHEINER et J. B. SIMEONE (Ed.), Academic Press, New York, 43-70.

WILLIAMS E. J., 1962. The analysis of competition experiments. *Aust. J. biol. Sci.*, **15**, (3), 509-525.

WIT C. T. (de), 1960. On competition. *Versl. Landbouwk. Onderz.* **66**, (8), 1-82.

YAMADA T., HORIUCHI S., 1960. On the bias of quantitative characters and the change of their distribution in a population due to interplant competition. *Proc. 8th. Intern. Grassland Cong.*, 297-301.

Ann. Amélior. Plantes, 1975, **25** (1), 25-27.

IMPORTANCE DE L'EXTINCTION DE L'ÉNERGIE LUMINEUSE POUR L'ÉVOLUTION DES RELATIONS MUTUELLES DE PEUPLEMENTS INTRASPÉCIFIQUES DE PLANTES FOURRAGÈRES

C. BALDY

Station de Bioclimatologie,
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
78000 Versailles

RÉSUMÉ

L'extinction de l'énergie lumineuse dans un peuplement dépend de la disposition du feuillage et de sa surface développée. Elle est exponentielle, et particulièrement rapide dans le bleu et le rouge. Au-delà d'un LAI de 5, les feuilles ne sont plus assez éclairées en général. Le point de compen sation pour la lumière varie notablement d'un cultivar à l'autre : les « plantes d'ombre » en seront souvent favorisées aux stades juvéniles. Les comportements diffèrent aussi avec l'âge de chaque organe. La floraison est très influencée par la compétition pour la lumière, comme on le constate avec les talles tardives des graminées. Chaque espèce ou variété a aussi une zone de températures optimales, et celle-ci peut différer considérablement selon l'origine géographique des variétés dans une même espèce.

De la mise au point que vient de présenter JACQUARD, on peut faire ressortir notamment l'importance considérable des facteurs climatiques : ceux-ci influencent différemment les peuplements selon la densité, et le stade phénologique atteint.

Je m'attarderai plus particulièrement à l'influence de l'extinction de l'énergie lumineuse sur le comportement de peuplements intraspécifiques.

Le caractère exponentiel de l'extinction de l'énergie lumineuse dans les peuplements explique que le développement et la disposition spatiale des couches de feuillage, et la densité numérique de la végétation jouent un rôle prédominant dans l'élaboration du rendement en matière sèche (BALDY, 1973 ; BONHOMME, CHARTIER, VARLET-GRANCHER, 1971, par exemple).

En peuplement dense, la première « couche équivalente » de feuilles peut correspondre à un indice foliaire de 1 à 3 selon leur port. Elle absorbe 70 p. 100 environ du rayonnement visible. La 2e couche n'absorbe que 50 p. 100 environ du visible

résiduel, car l'énergie quantique est formée surtout de jaune-vert peu absorbé. Il reste moins de 1 p. 100 du bleu et du rouge incidents au-delà, ce qui est insuffisant pour assurer la photosynthèse de la quasi totalité des plantes cultivées. Ce niveau correspond en général à un LAI de 4 ou 5. Tous les organes chlorophylliens situés au-dessous sont donc étiolés et sans intérêt productif.

Selon l'environnement de chaque plante, ces valeurs pourront varier considérablement : ainsi l'association d'un génotype précoce à un autre, plus tardif, peut induire une réduction de 30 à 50 p. 100 de la couche supérieure de feuillage par rapport aux cultures pures, l'ensemble ayant un aspect « gaufré ». Un bon exemple peut être trouvé dans le cas analysé par NGUYEN VAN (1968-1969).

Outre les relations entre plantes, il faut s'intéresser aussi aux relations entre organes d'une même plante : talles de Graminées, ou branches de Légumineuses par exemple. En effet, des niveaux de feuilles d'âges physiologiques différents ont souvent des comportements divers vis-à-vis de la lumière ; les feuilles âgées ont souvent un palier de saturation lumineuse plus faible que les feuilles jeunes-adultes.

Dans le cas de population de plantes fourragères, l'évolution du peuplement peut être profondément modifiée par la fréquence des coupes : les génotypes les plus tardifs, au port plus prostré, sont systématiquement affaiblis par des coupes rases et fréquentes ; ils peuvent au contraire être systématiquement favorisés par des coupes plus rares ou plus hautes. Beaucoup d'expériences rapportées dans la littérature mettent ce phénomène en évidence. La compétition pour la lumière entre individus pendant la repousse n'est pas seule en cause : la vigueur de l'enracinement, la vitesse de développement des bourgeons axillaires, l'importance des auxines dans les parties subsistantes etc. jouent aussi. Mais la répartition de l'énergie dans le peuplement est certainement un des caractères les plus aisés à mesurer et à utiliser.

A propos des rendements fourragers, il faut bien distinguer l'effet de la compétition pour la lumière avant et après la floraison, car l'influence des organes floraux sur la productivité des feuilles et sur les migrations vers les fruits est fondamentale, ainsi que nous avons pu, après d'autres, le mettre en évidence sur le Blé (BALDY, 1973). Chez les Graminées, tout ombrage des épis se traduit par un déséquilibre considérable du métabolisme, et par une réduction de l'assimilation nette de la plante entière. Cet effet apparaît sur les talles dominées, qui peuvent représenter 30 à 40 p. 100 de l'ensemble du peuplement.

Dans le cas de peuplements de graminées fourragères, l'assimilation nette de chaque constituant dépend notamment de la zone de températures optimales caractéristique de chaque écotype. Ainsi, un cultivar *tardif* en début de saison, peut devenir précoce pendant l'été et inversement, selon l'origine géographique des génotypes mis en présence. Cet effet de succession, encore peu utilisé, est très apparent chez les Dactyles (par exemple : EAGLES et WILLIAMS, 1969) et pourrait probablement rendre des services, en permettant de mieux prendre en compte la variabilité interannuelle des climats locaux. L'étude de RHODES (1970) sur Ray-grass notamment peut se rattacher à une telle préoccupation.

Beaucoup de progrès restent à faire en ce domaine de la dynamique de la compétition pour la lumière. Mais les connaissances acquises permettent de penser que des développements importants peuvent en être attendus.

Reçu pour publication en novembre 1974.

SUMMARY

THE IMPORTANCE OF THE SPREAD OF LIGHT ENERGY FOR THE EVOLUTION OF MUTUAL RELATIONS BETWEEN INTRASPECIFIC STANDS OF FODDER PLANTS

The suppression of light energy in a crop depends on leaf arrangement and developed surface area. It is exponential and especially fast in red and blue. Beyond an LAI of 5, the leaves are no longer generally sufficiently illuminated. The compensation point for the light varies considerably between cultivars : « shady plants » will often be encouraged by this in the early stages. Behaviour also differs with the age of each organ. Flowering is very much influenced by competition for light, as is seen with the late tillers of Graminaeae. Each species or variety also has an optimum temperature zone and this can differ considerably according to the geographical origin of the varieties within the same species.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BALDY Ch., 1973. *Étude de peuplements de Blé tendre* (Triticum aestivum *L. EM. THIEL.*) *Croissance, répartition de la lumière, et assimilation nette.* Thèse Doc. Ingénieur, Fac. Sci., Paris-Sud, Centre d'Orsay, 119 p.

BONHOMME R., CHARTIER P., VARLET-GRANCHER C., 1971. Assimilation nette, utilisation de l'eau et microclimatologie d'un champ de Maïs. II. Éclairement d'un plan horizontal au-dessus et aux différents niveaux de la culture. *Ann. agron.*, **22**, 383-396.

EAGLES C. F., WILLIAMS D. H., 1969. Effect of environment on competitive ability of two natural populations of *Dactylis glomerata* L. *J. agric. Sci.*, **72**, 271-272.

NGUYEN VAN J., 1968. L'effet de l'extériorisation de la précocité de montaison, induite par la vernalisation, sur la capacité de compétition. *Ann. Amélior. Plantes*, **18**, 391-403.

NGUYEN VAN J., 1969. Structures, sensibilités et modalités d'action des caractères d'agressivité. *Ann. Amélior. Plantes*, **19**, 391-403.

RHODES I., 1970. The production of contrasting genotypes of perennial Raygrass (*Lolium perenne* L.) in monocultures and mixed cultures of varying complexity. *J. Brit. Grassld Soc.*, **25**, 285-288.

Ann. Amélior. Plantes, 1975, **25** (1), 29-49.

PRINCIPAUX ASPECTS D'UNE MÉTHODE DE SÉLECTION DE LA LUZERNE BASÉE SUR DES DISPOSITIFS QUI UTILISENT LA CONCURRENCE ENTRE LES PLANTES

P. ROTILI et L. ZANNONE

Istituto sperimentale per le Colture foraggere, Lodi

RÉSUMÉ

Les principaux aspects de la méthode de sélection de la Luzerne utilisée à l'Institut de Lodi sont exposés.

Ils concernent :

— le choix des plantes mères au niveau phénotypique. L'importance de la densité, du matériel (clones ou descendances) et des dispositifs est illustrée par rapport à l'estimation des paramètres génétiques ;

— le choix des plantes mères au moyen des tests de descendances. On a trouvé que chez la Luzerne les effets d'association ne se manifestent que par des situations de compétition ; le test de descendances peut donc être réalisé soit en parcelle pure soit en mélange.

A. — INTRODUCTION

Les dispositifs utilisés actuellement, pour la sélection de la Luzerne, durant les travaux de création d'une nouvelle variété sont les suivants : pendant la première phase du travail, c'est-à-dire pour le choix des plantes mères sur une base phénotypique, beaucoup de sélectionneurs utilisent un dispositif en plantes isolées. Dans la phase suivante, de réalisation du test de descendances, certains sélectionneurs utilisent un dispositif en plantes isolées, d'autres un dispositif en culture dense. Dans ce dernier cas, il convient de savoir comment doit être réalisée la culture dense du test de descendances : en parcelle pure ou en mélange ? La question est obligatoire si, à côté des aptitudes à la combinaison, il y a aussi des aptitudes à l'association des génotypes. Il faut alors savoir sous quelle forme cette association s'extériorise : compétition, coopération ou opposition (JACQUARD, 1972 ; MATHER, 1969). C'est par rapport à l'existence de ces différents types de situations qu'il faut décider si dans un schéma de sélection il est nécessaire de prendre en charge les effets de l'association

(effets de groupe d'après GRIFFING, 1967) et, par conséquent, l'utilisation de mélanges dans le test de descendances.

A Lodi, pour la Luzerne nous avons toujours observé des situations de compétition. Nous avons donc mis au point une méthode de sélection basée sur un dispositif qui utilise la compétition entre les individus pour le choix des plantes mères et pour le test de descendances ; mais dans le test de descendances nous utilisons la parcelle pure au lieu du mélange. Le but de cet article est de préciser les motifs qui ont déterminé cette option.

B. — DISPOSITIFS UTILISÉS DANS LE CHOIX DES PLANTES MÈRES

I. — *Choix des plantes mères au niveau phénotypique*

Faut-il effectuer le choix en plantes isolées ou en culture dense ? Nous avons étudié le problème au moyen de clones et de familles. Les résultats résumés, concernent les différents aspects du problème : les composantes du rendement, la prévision du rendement en culture dense à partir des observations en plantes isolées, l'importance de la densité, des dispositifs et du matériel utilisé dans l'estimation des paramètres génétiques.

a) *Composantes du rendement en plantes isolées et en culture dense.*

Il faut d'abord rappeler, que les caractères liés directement au rendement — hauteur, nombre de tiges, grosseur des tiges — sont sensibles aux variations de la densité, soit au niveau de la moyenne, soit au niveau de la variance mesurée comme coefficient de variation. Nous disposons seulement des données relatives à la hauteur et au nombre de tiges (fig. 1). Il est évident que les deux caractères réagissent d'une

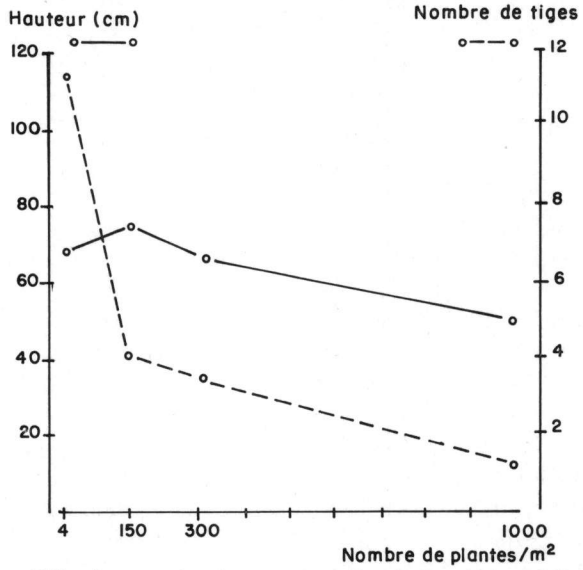


FIG. 1. — *Sensibilité des caractères hauteur et nombre de tiges aux variations de densité* (2e coupe)

façon différente aux variations de la densité. Le nombre de tiges réagit le premier et d'une manière drastique, tandis que la hauteur réagit seulement aux densités bien supérieures à 300 plantes par mètre carré.

En ce qui concerne les composantes du rendement, sur la base des valeurs des corrélations (tabl. 1) il apparaît que :

— en plantes isolées c'est le nombre de tiges qui présente la meilleure corrélation avec le rendement ;
— à la densité de 150 plantes par mètre carré, les valeurs de corrélation avec le rendement sont presque les mêmes pour le nombre de tiges et la hauteur ;
— à la densité de 1 000 plantes, c'est la hauteur qui est en corrélation la plus stricte avec le rendement.

TABLEAU 1

Coefficients de corrélation à densités différentes

	Plantes isolées		150 pl/m²		1 000 pl/m²	
	Coupe 1	Coupe 2	Coupe 1	Coupe 2	Coupe 1	Coupe 2
Hauteur/Matière sèche	0,64	0,56	0,66	0,59	0,85	0,80
Nombre de tiges/Matière sèche	0,72	0,71	0,52	0,65	(1)	0,48

(1) Le nombre de tiges variant peu autour de 1, la corrélation n'a pas été calculée.

Pour mieux préciser l'importance du nombre de tiges par rapport au rendement, nous avons effectué, tous les trois jours après une précoupe, le comptage des tiges sur cinq familles. Nous avons trouvé qu'en plantes isolées la production des nouvelles tiges est continue jusqu'à l'émission des premières fleurs ; à la densité de 100 plantes par mètre carré — dispositif 10 × 10 cm — le maximum de production de nouvelles tiges se trouve au onzième jour après la coupe. Quand la lumière commence à manquer au niveau de la base des plantes, le nombre de tiges diminue. La conclusion tirée par GUY (1971) semble être la même : en plantes isolées, les facteurs principaux du rendement sont le nombre de tiges et la hauteur ; en culture dense les facteurs principaux sont la hauteur et la grosseur des tiges.

b) *Prévision du rendement en culture dense à partir des observations en plantes isolées.*

Nous avons étudié les possibilités de prévision des rendements en culture dense à partir des observations en plantes isolées, sur des clones et des familles à différents niveaux d'inbreeding, soit au niveau des corrélations soit au niveau des classements. Les corrélations calculées sur 19 clones et sur 11 familles ont donné les mêmes résultats : la meilleure corrélation obtenue concernait le rendement en plantes isolées et le rendement en culture dense ($r = 0,70$ pour l'ensemble des quatre coupes) ; la corrélation entre la hauteur en plantes isolées et le rendement en culture dense a donné, au cours des quatre coupes, des valeurs comprises entre 0,30 et 0,65. D'après les données de GUY (1971), au contraire, c'est la hauteur en plantes isolées qui

donne la meilleure corrélation avec le rendement en culture dense. En tout cas, la question la plus importante à poser semble être la suivante : mis à part les caractères, quelle importance faut-il attribuer à une corrélation dans un but de sélection ? Une valeur de $r = 0{,}70$ est intéressante pour faire une prévision globale du rendement, mais elle semble être tout à fait insuffisante pour identifier en pépinière les plantes qui donneront les meilleurs résultats en culture dense. En fait, avec une telle valeur de corrélation nous avons trouvé une très faible correspondance entre les classements du rendement des 19 clones en plantes isolées et en culture dense. Une correspondance encore plus faible existait entre le classement pour la hauteur en plantes isolées et le classement pour le rendement en culture dense (ROTILI et ZANNONE, 1971).

Nous pouvons donc conclure que le choix des plantes mères dans un dispositif en plantes isolées entraîne une fraction élevée d'erreur.

c) *Effet de contiguïté entre les plantes.*

On pourrait remarquer que le choix des plantes mères en culture dense est efficace à condition de faire des répétitions. En bref, il faudrait cloner. Au moyen du clonage, et donc de répétitions, il est possible de contrôler l'effet de contiguïté entre les plantes sur la ligne. Mais le clonage est difficile à réaliser, surtout si le programme d'amélioration comprend aussi une phase d'autofécondation. Mais, est-il vraiment indispensable ? Pour savoir si l'effet de contiguïté est important et comment il s'extériorise, nous avons étudié la situation topographique des plantes sur la ligne, soit à la densité de 300 pl/m² (2 cm entre les plantes) soit à la densité de 1 000 pl/m² (0,5 cm entre les plantes) (ROTILI, ZANNONE, 1971). Nous avons constaté que l'effet de contiguïté est important et stable à travers les coupes. Il s'extériorise de la même façon en parcelle pure et en mélange comme le résultat d'une chaîne de situations de compétition qui interagissent entre elles. L'efficacité du choix des plantes mères est liée à cette chaîne de situations de compétition. Une plante de vigueur moyenne aura par conséquent des probabilités très réduites d'apparaître très vigoureuse par effet de contiguïté. Pour le choix des plantes il faut alors respecter un certain nombre de conditions : par exemple il faut choisir seulement les plantes qui ont un poids sec supérieur à la moyenne plus deux fois l'écart-type ($\bar{x} + 2s$). Mais la condition la plus importante à respecter est l'homogénéité des levées. Cette condition est facile à réaliser au moyen du semis en boîte de Petri et du repiquage de la plantule quand les cotylédons sont bien ouverts.

Il est bon de rappeler qu'au moyen de cette technique la sélection en culture dense, basée sur le rendement, est en même temps une sélection pour la précocité. En fait, aux densités très fortes, il y a toujours une corrélation de r d'environ 0,90, entre le rendement et le nombre d'inflorescences par plante. Pour ce motif, le choix des plantes pour la résistance aux coupes fréquentes devrait être effectuée en culture dense.

Enfin, une autre chose est importante sur le plan opérationnel en culture dense, la stabilité du classement donne la possibilité de choisir les plantes, même seulement après deux coupes.

d) *Importance de la densité, des dispositifs et du matériel dans l'estimation des paramètres génétiques.*

La conclusion à tirer de ce qui précède est que le choix des plantes mères devrait être effectué en culture dense.

Mais quels sont les caractères qui répondent le mieux à la sélection ? C'est, en d'autres termes le problème de l'héritabilité qui se pose.

La densité modifie les estimations de l'héritabilité, la valeur de h^2 étant plus faible en culture dense (CHRISTOPHE, 1973). D'après nos résultats, les estimations varient par rapport non seulement à la densité mais aussi par rapport aux dispositifs et au matériel utilisé. Cela signifie qu'à l'intérieur d'une même densité, les résultas diffèrent si on utilise, par exemple, les clones plutôt que les familles issues de polycross, ou si les familles sont étudiées en parcelle pure plutôt qu'en mélange.

L'examen des résultats concernant la hauteur et le poids sec de 19 clones (tabl. 2) montre que :

— pour le caractère poids sec, les estimations en culture dense sont égales à celles en plantes isolées ;

— en culture dense, l'héritabilité du poids sec n'est pas inférieure d'une manière sensible à celle de la hauteur.

TABLEAU 2

Valeurs de h^2 *en plantes isolées et en culture dense. 19 clones*

	Matière sèche		Hauteur	
	Plantes isolées	Culture dense	Plantes isolées	Culture dense
1re coupe	0,34	0,34	0,61	0,46
2e coupe	0,43	0,39	0,44	0,43
3e coupe	0,39	0,44	0,43	0,51
4e coupe	0,40	0,42	0,57	0,43
Moyenne	0,39	0,39	0,51	0,45

$h^2 = \frac{G}{E + G}$ calculée sur la base des paramètres :

$E + rG$ = variance interclones
E = variance intraclone
G = variance génétique

Ces résultats diffèrent fortement de ceux des autres auteurs, qui ont utilisé les familles au lieu des clones (CHRISTOPHE, 1973 ; CROWLE et BOLTON, 1956). En fait, si en culture dense on emploie un dispositif en lignes éloignées de 20 cm, la parcelle pure et des familles, on aura la situation suivante : une compétition intra-génotype très forte et une compétition inter-génotypes faible. Dans ce cas, les valeurs de l'héritabilité sont très petites par rapport à celles des plantes isolées. Si dans ce même dispositif en ligne on cultive des clones en mélange, il se manifestera sur chaque ligne, une très forte compétition soit intra-génotype soit inter-génotypes. C'est le cas dans les résultats exposés ici. Les estimations de l'héritabilité sont donc presque les mêmes quand l'expérience est effectuée en absence de compétition (plantes isolées)

ou en présence de compétition de niveaux différents, c'est-à-dire en présence des deux types de compétition intra- et inter-génotypes. Mais quand on utilise des familles, quel est le dispositif qui permet d'introduire dans l'expérience la compétition inter-génotypes? La première condition est que la parcelle corresponde à une seule ligne, la deuxième est que la distance entre les lignes soit d'environ 10 centimètres. Mais c'est le mélange des familles sur la ligne, qui représente la disposition la meilleure, car les compétitions inter-génotypes et intra-génotype agissent à l'intérieur d'une même ligne.

Nous avons effectué une expérience en ce sens, les résultats sont résumés dans le tableau 3. Nous avons utilisé 12 familles issues de polycross. Les familles ont été étudiées en culture dense, d'une part en monoculture et d'autre part en mélange global des douze familles : 300 pl/m², distance entre les lignes 20 cm, distance entre les plantes sur la ligne 2 cm. Chaque famille était représentée par 144 plantes en culture pure et 144 plantes en mélange. Il faut noter tout de suite que les valeurs de h^2 pour la matière sèche en culture pure sont très faibles. Mais en mélange les valeurs augmentent beaucoup. C'est la conséquence du fait que la variance inter-familles est plusieurs fois plus élevée qu'en parcelle pure, tandis que la variance intra-famille

TABLEAU 3

Paramètres génétiques à la densité 300 pl/m² (2 × 20 cm)

	Matière sèche		Hauteur	
	Parc. pure	Mélange	Parc. pure	Mélange
1re coupe				
Var. inter-familles	2,421 6	12,668 7	1 492,38	2 589,82
Var. intra-famille	0,772 8	0,693 2	143,53	138,51
Var. génétique	0,011 6	0,084 9	9,49	17,38
h^2	0,06	0,44	0,24	0,44
3e coupe				
Var. inter-familles	1,461 4	9,318 8	1 799,82	2 415,53
Var. intra-famille	0,555 5	0,532 0	143,46	144,62
Var. génétique	0,006 4	0,063 6	11,83	16,45
h^2	0,04	0,44	0,28	0,40
4e coupe				
Var. inter-familles	1,271 1	5,675 4	1 092,78	1 333,18
Var. intra-famille	0,394 4	0,342 4	96,69	90,24
Var. génétique	0,006 4	0,039 7	7,37	9,27
h^2	0,06	0,40	0,28	0,36

Var. inter-familles = E + rG
Var. intra-famille = E
Var. génétique = G

$$h^2 = \frac{4E}{E + G}$$

demeure presque la même. Il faut noter de plus que les valeurs de h^2 en mélange sont du même ordre que celles des clones dont nous avons parlé. Enfin, les valeurs de la hauteur et du poids sec en mélange ne sont pas différentes.

En revenant à la question de savoir quels caractères répondent le mieux à la sélection, il semble correct d'affirmer que, l'héritabilité étant presque égale, le maximum d'efficacité est obtenu dans le choix des plantes mères en culture dense au moyen du poids sec, c'est-à-dire du caractère qui est l'expression globale de la valeur de la plante.

En conclusion, pour estimer les paramètres génétiques d'une manière correcte, il faut travailler soit en présence des deux types de compétition (intra- et inter-génotypes) soit en plantes isolées. Et pour cela, si l'on dispose de familles et que l'on désire travailler en culture dense, il faut utiliser soit le mélange global des familles, soit la parcelle pure avec une distance entre les lignes-parcelles inférieure à dix centimètres, afin de créer une forte compétition inter-génotypes.

e) *Avantages pratiques du choix des plantes mères en culture dense.*

Nous avons beaucoup parlé du choix des plantes mères sur base phénotypique car dans la méthode de sélection utilisée à Lodi cette étape occupe une place très importante. L'hypothèse de base était qu'au moyen de trois facteurs : autofécondation, sélection, compétition, on peut améliorer la valeur génétique du matériel de départ. Il fallait donc travailler chaque plante avec la plus grande précision possible, évaluer les individus à l'intérieur de la structure de la luzernière pour connaître leur valeur réelle, leur capacité d'adaptation à la compétition.

Il semble qu'en général, aujourd'hui, chez les plantes fourragères, la sélection phénotypique soit sous-estimée. Et c'est pour cette raison, peut-être, qu'on travaille en plantes isolées. On donne, très justement, beaucoup d'importance aux tests de descendances et, en général, à l'étude des familles. Mais il faut tenir compte de ce que la sphère d'action du test est limitée au matériel préparé par la sélection phénotypique, son efficacité dépend donc, dans une certaine mesure, de l'efficacité de la sélection phénotypique. L'utilisation de la culture dense dans le choix phénotypique présente en outre de grands avantages pratiques. Il suffit de donner un exemple. Dans une seule année on a étudié 281 familles autofécondées pour un total de 19 600 plantes. Sur chaque plante on a relevé pendant deux coupes le poids sec, la hauteur, le nombre de tiges, la floraison. Tout ce travail a été effectué par deux équipes comprenant 6 personnes chacune. Chaque coupe a duré trois jours. Pour étudier la même quantité de matériel en plantes isolées il aurait fallu un temps 15-20 fois supérieur. Cela veut dire que le programme aurait été irréalisable, non seulement à cause du temps de travail nécessaire mais aussi pour des raisons de budget.

II. — *Choix des plantes mères au moyen du test de descendances*

a) *Importance des dispositifs dans le test de descendances.*

Pour avoir des renseignements précis sur les aptitudes à la combinaison, il faudrait faire le test de descendances en culture dense, surtout quand on désire fabriquer des synthétiques à un faible nombre de constituants. En effet, les probabilités d'avoir une correspondance totale aux premières places des classements en plantes isolées et en culture dense, sont très réduites. Cependant on objecte souvent que la culture

dense réduit les différences entre les descendances et que pour ce motif il devient difficile d'effectuer une sélection. Dans nos expériences le coefficient de variation inter-familles pour la matière sèche est de 0,24 en plantes isolées et de 0,13 en culture dense ($\geqslant$ 300 pl/m²). En même temps, le coefficient de variation intra-famille est de 0,48 en plantes isolées et de 0,94 en culture dense. La culture dense augmente donc les différences entre les plantes d'un même génotype et, par contre, elle peut réduire les différences entre les génotypes. Cette réduction est la conséquence non de la culture dense « en elle-même », mais du type de dispositif utilisé, comme on le verra plus loin. En tout cas, cette mauvaise aptitude à discriminer ne peut pas être dépassée par l'artifice des plantes isolées, car l'aptitude à discriminer doit s'accompagner de la validité du classement.

Il y a un autre aspect du problème sur lequel il faut réfléchir : la réduction de la variabilité entre les génotypes en culture dense pose le problème des possibilités de gain dans l'amélioration directe du rendement. Comment interpréter cette réduction ? Une des hypothèses pourrait-être la suivante : la sélection à l'intérieur des familles — conséquence de la compétition intra-génotype — est responsable de la réduction de variabilité, car la différence entre les familles au niveau des meilleures plantes serait inférieure à la différence entre les familles prises « in toto ».

Pour vérifier cette hypothèse nous avons étudié, au cours des coupes, les coefficients de variation entre 28 descendances issues d'un diallèle à 8 constituants (densité : 330 plantes par mètre carré, distance entre les plantes : 1,5 cm). Au cours des

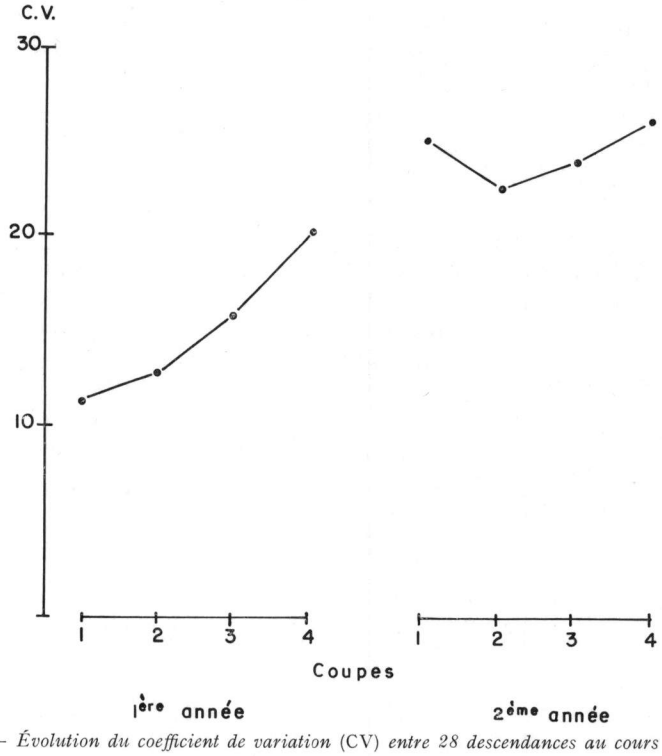


FIG. 2. — *Évolution du coefficient de variation* (CV) *entre 28 descendances au cours des coupes*
Densité 300 pl/m², 1,5 cm entre les plantes

coupes, l'élimination des plantes faibles devient plus forte ; si le nivellement des descendances est bien la conséquence de cette sélection, on devrait avoir une réduction des coefficients de variation inter-génotypes. La figure 2 indique les coefficients de variation inter-génotypes. L'évolution de ces coefficients au cours des 8 coupes montre que la sélection à l'intérieur des descendances fait augmenter, et non réduire, les coefficients de variation inter-génotypes. Et cela est assez logique, car la réaction des descendances aux coupes et à la pérennité, est différente. Il convient de remarquer qu'à la première coupe la mortalité a été nulle ; le coefficient de variabilité inter-génotypes était égal à 0,11 c'est-à-dire très petit. La sélection à l'intérieur des familles n'est donc pas responsable de la réduction de la variabilité. Quelle est donc la cause de cette réduction ? La comparaison des coefficients de variation en plantes isolées et en culture dense semblerait suggérer que c'est la compétition qui entraîne la réduction. Mais la compétition, en tant que telle, augmente toujours les différences. On peut donc dire que c'est sûrement la compétition qui entraîne l'augmentation de la variabilité intra-génotype, mais l'on ne peut pas dire que c'est la compétition qui réduit la variabilité inter-génotypes.

Pour résoudre le problème il faut analyser les effets de différents dispositifs à l'intérieur d'une même densité en culture dense. Par exemple, si on utilise à la densité de 300 pl/m², un dispositif à lignes éloignées de 20 cm, chaque parcelle correspondant à une ligne, la compétition à l'intérieur des lignes (compétition intra-génotype) sera très forte, tandis que la compétition entre les lignes (compétition inter-génotypes) sera très faible. Dans un tel dispositif on aura une réduction de la variabilité entre les descendances. Il y aura une réduction encore plus forte si la distance entre les lignes augmente. En bref, la réduction de la variabilité entre les descendances est associée à l'absence de compétition inter-génotypes en présence d'une très forte compétition intra-génotype.

Si l'on utilise un dispositif à lignes rapprochées — distance inférieure à 10 cm — ou, à la limite, si l'on fait à l'intérieur de la ligne des mélanges binaires, ou le mélange global des descendances, il y aura dans l'essai une très forte compétition soit intra- soit inter-génotypes. Une expérience de ce type a été faite et les résultats montrent que les différences entre les génotypes en culture dense et pure sont très réduites par rapport à celles en plantes isolées ; en culture dense avec mélange des génotypes, par contre, les différences sont supérieures à celles en plantes isolées. Ce résultat est la conséquence de l'introduction de la compétition inter-génotypes à un niveau d'intensité analogue à celui de la compétition intra-génotype.

La culture dense, en soi, n'est donc pas responsable de la réduction de la variabilité entre les descendances.

Dans un test de descendances en culture pure, toutes les familles, vigoureuses ou non, vivent sur la même quantité de terrain, et ont donc à leur disposition la même quantité d'eau et de sels minéraux. Il est logique de penser que les descendances les plus vigoureuses et les plus exigeantes se trouvent désavantagées, et on aura par conséquent une réduction des différences. Si les lignes sont rapprochées ou, à la limite, si la culture est en mélange, les descendances les plus vigoureuses récupèrent au détriment des lignes les plus faibles.

La cause de la réduction des différences réside dans le fait que toutes les familles se trouvent à la même densité numérique mais à des niveaux différents de densité

biologique : les familles les plus vigoureuses se trouvent à une densité biologique plus forte que les familles les plus faibles.

Dans un but pratique, si on désire une bonne discrimination par le test avec le minimum de difficultés techniques, il faudrait utiliser la culture dense en parcelle pure dans un terrain suffisamment riche en eau et en éléments minéraux, pour permettre la mise en valeur des potentialités productives des descendances les plus vigoureuses.

b) *Rôle des effets de l'association dans le test de descendances.*

Quelle est l'importance des effets de l'association dans un programme d'amélioration ? et de plus, comment les effets de l'association sont-ils reliés avec les aptitudes à la combinaison ?

Pour pouvoir répondre il faut connaître :

— le type de situations entraînées par les effets de l'association : co-opération, opposition, compétition ;
— le type de descendances : si elles sont issues de polycross ou de croisements diallèles ;
— le nombre de constituants, faible ou élevé, de la variété qu'on veut fabriquer.

Dans un polycross à nombre élevé de constituants, chaque descendance est un mélange de combinaisons et sa performance représente donc, dans une certaine mesure même les effets de l'association. En ce cas, quelle que soit la situation entraînée par les effets de l'association, le test de descendances en parcelle pure est suffisamment valable si la variété à fabriquer est au moins à quatre constituants. Par contre, ce test n'est pas valable si l'on veut fabriquer une synthétique à deux ou trois constituants et si l'on tombe sur des situations de coopération ou d'opposition : il pourrait arriver, par exemple, que les descendances jugées comme les meilleures en parcelle pure ne donnent pas la meilleure synthétique à cause de situations d'opposition ; de même, il n'est pas possible, au moyen de ce test, de repérer et d'exploiter les situations de coopération.

En ce qui concerne les descendances issues de croisements diallèles, chaque famille est le résultat d'une seule combinaison, et il est donc tout à fait impossible de connaître par le test en parcelle pure, la valeur des plantes mères si les effets de l'association entraînent des situations de coopération ou d'opposition.

Par contre s'il n'existe chez la Luzerne que des situations de compétition, le test en parcelle pure demeure tout à fait valable, comme on le verra dans ce qui suit.

Il est évident que le point principal est de savoir quel type de situation sera produit par les génotypes en mélange. Nous avons étudié au total 32 génotypes dans 35 mélanges binaires, un mélange à 3, un à 4, un à 6 et un à 12 constituants ; on a employé les densités suivantes : 100, 300, 750, 1 000 plantes par mètre carré (distance entre les plantes 4,0-1,4-0,6-0,5 centimètres). Il faut dire, tout de suite, que dans les mélanges binaires on a trouvé seulement des situations de compétition. Nous ne présenterons ici que les résultats — pour le caractère matière sèche — des deux expériences conduites à Rome et à Lodi (1) dont les premiers résultats ont été déjà communiqués (ROTILI *et al.*, 1973).

(1) Cette recherche est conduite en collaboration avec P. JACQUARD (C. E. P. E., Montpellier) dans le cadre de coopération C. N. R.-C. N. R. S.

La première expérience a été effectuée en caissettes ; la distance entre les plantes était de 0,6 cm. Nous avons utilisé 4 familles S_0 de même vigueur mais de précocité différente. La dimension des caissettes était : hauteur 50 cm, longueur 30 cm, largeur 20 cm. L'expérience comprenait 2 niveaux hydriques : normal et réduit à 50 p. 100. On a mesuré le poids sec plante par plante.

En ce qui concerne les réponses plastiques (fig. 3), il y a seulement 4 cas de co-

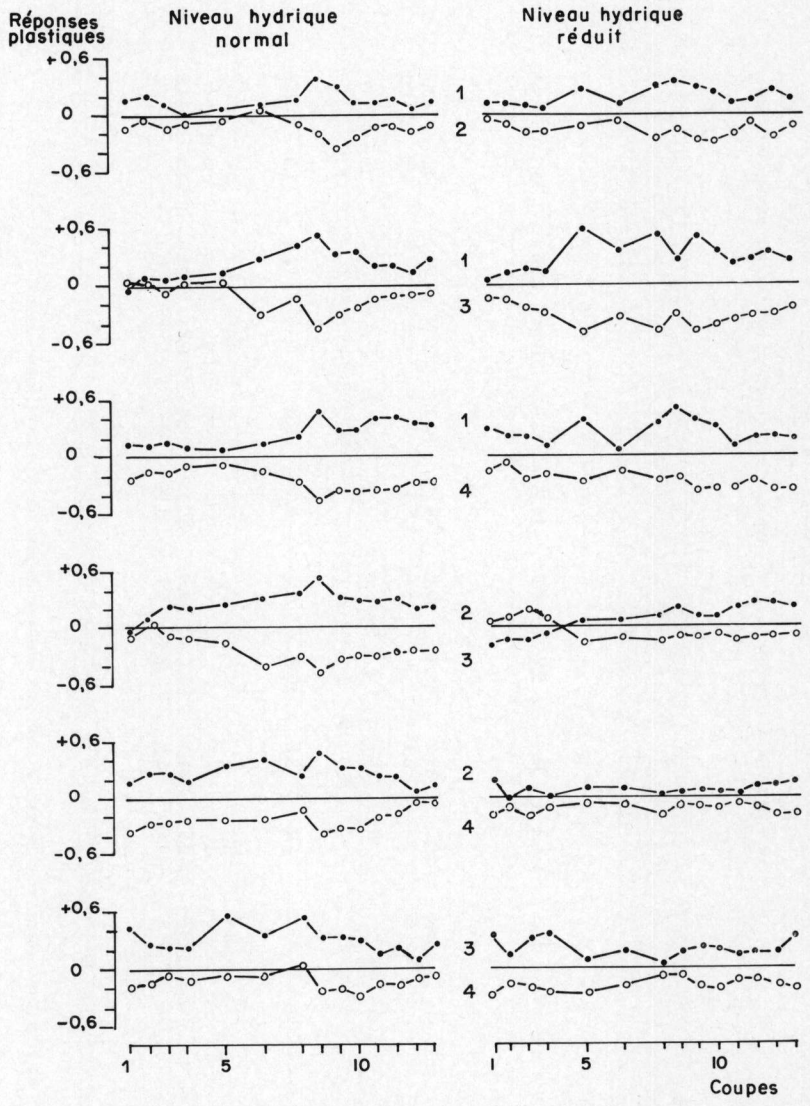


FIG. 3. — *Évolution des situations au cours de 14 coupes*

Matière sèche par caissette. Distance entre les plantes 0,6 cm. Sur les abscisses les coupes, sur les ordonnées les réponses plastiques exprimées par le rapport

$$\frac{\text{performance en mélange}}{\text{performance en pur}} = 1$$

TABLEAU 4

Signification des paramètres à chaque coupe (matière sèche par caissette)

Coupes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
	Niveau hydrique normal													
Analyse simple														
Différences entre cultures	**11,1**	**5,1**	**9,4**	**9,7**	**10,5**	**16,7**	**12,9**	**10,9**	**22,3**	**14,9**	**9,8**	**10,9**	**7,8**	**8,4**
Analyse diallèle														
a	**4,6**	NS	NS	**5,1**	NS	**6,1**	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
b	3,2	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
c	**36,8**	**20,7**	**39,9**	**38,8**	**39,0**	**69,2**	**55,1**	**45,5**	**94,6**	**66,3**	**43,0**	**48,8**	**31,9**	**17,9**
d	**7,5**	3,5	**5,1**	NS	**6,8**	**5,5**	3,7	**6,0**	**14,6**	**7,2**	**4,1**	**4,1**	NS	NS
	Niveau hydrique réduit													
Analyse simple														
Différences entre cultures	**9,0**	**4,4**	**8,8**	**6,6**	**3,3**	**9,9**	**5,5**	2,0	**13,8**	**11,3**	**5,9**	**7,0**	**8,5**	**5,1**
Analyse diallèle														
a	NS	NS	NS	NS	NS	**9,7**	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
b	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
c	**38,9**	**16,7**	**31,1**	**26,1**	**9,8**	**35,1**	**26,0**	**8,9**	**61,6**	**52,5**	**24,6**	**30,6**	**38,7**	**23,1**
d	NS	3,6	**5,0**	**5,9**	**4,1**	3,9	NS	NS	**6,5**	3,7	3,8	3,7	NS	NS

a : aptitude générale à l'association ; b : aptitude spécifique à l'association ;
c : aptitude générale à la domination ; d : aptitude spécifique à la domination.

Les valeurs de F sont indiquées pour les niveaux 5 p. 100 (chiffres maigres) et 1 p. 100 (chiffres gras).

TABLEAU 5

Intérêt du mélange par rapport au meilleur des deux partenaires (matière sèche par caissette)

N : Niveau hydrique normal ; R : Niveau hydrique 1/2 N

Coupes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
N 1 + 2	— 3	+ 7	— 5	— 8	— 1	+ 5	+ 2	0	— 3	— 5	0	+ 1	— 9	— 1
1 + 3	— 5	+ 7	— 6	— 1	0	— 9	+ 1	— 10	0	+ 5	+ 2	+ 1	— 3	+ 2
1 + 4	**— 13**	— 3	— 6	— 10	**— 11**	**— 12**	— 8	**— 13**	— 9	— 6	+ 1	+ 2	0	— 4
2 + 3	— 4	+ 8	+ 7	+ 2	— 4	— 9	— 6	0	— 2	— 1	— 1	+ 2	— 4	— 6
2 + 4	**— 13**	— 2	0	— 6	— 2	+ 2	— 2	+ 1	— 3	— 3	— 1	+ 1	— 6	— 3
3 + 4	+ 8	+ 4	+ 8	+ 4	**+ 25**	**+ 13**	**+ 19**	+ 3	+ 1	— 1	— 4	+ 2	— 5	+ 8
R 1 + 2	0	— 5	— 7	— 8	— 4	— 6	— 3	+ 5	— 1	— 5	— 7	— 4	— 2	— 5
1 + 3	— 10	— 4	— 5	— 8	**— 18**	— 10	0	— 8	— 3	— 5	— 9	— 4	— 1	— 8
1 + 4	+ 6	+ 5	0	— 9	— 10	**— 17**	+ 4	**+ 12**	0	— 4	**— 14**	— 3	— 7	**— 12**
2 + 3	**— 14**	— 3	+ 3	— 1	— 9	**— 12**	— 4	+ 3	— 3	0	+ 2	+ 1	+ 6	— 2
2 + 4	— 3	— 9	— 6	— 7	0	— 6	— 9	— 5	— 2	— 2	— 2	— 2	— 7	— 4
3 + 4	0	— 4	+ 4	+ 5	**— 13**	— 4	— 4	0	— 1	— 2	— 3	+ 2	— 4	— 5

Note: On a indiqué en chiffres gras les valeurs supérieures à 10 p. 100.

opération au cours de 14 coupes et pour les 12 mélanges : donc 4 cas sur 168. De plus ces cas sont transitoires. Il est intéressant de savoir qu'au niveau des racines les mêmes réponses plastiques ont été observées : c'est-à-dire toujours des situations de compétition.

Les résultats de l'analyse effectuée au moyen d'un modèle diallèle sont résumés dans le tableau 4, ils ne sont toujours significatifs ($P \leqslant 0{,}01$) que pour l'aptitude générale à la domination.

L'existence généralisée de situations de compétition nous dit qu'il est très difficile qu'un mélange produise plus que le meilleur partenaire. Et en effet les mélanges ne sont pas supérieurs au meilleur de deux partenaires (tabl. 5). Le cas du mélange 3 + 4 n'est pas stable à travers les coupes ; de plus, avec un niveau hydrique réduit, ce même mélange est toujours inférieur au meilleur partenaire.

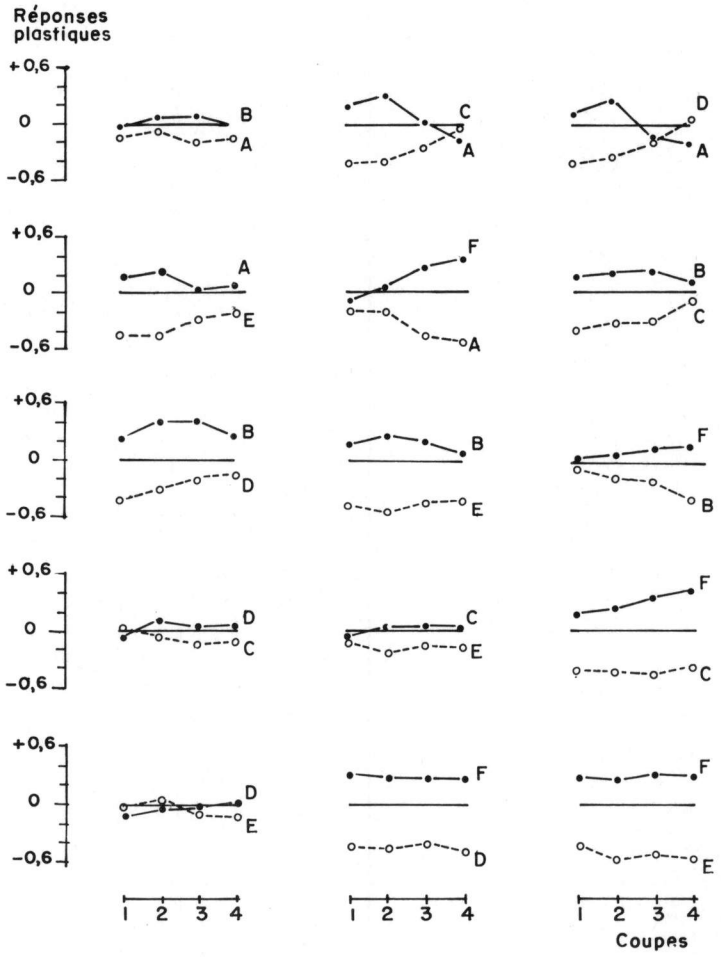


FIG. 4. — *Évolution des situations au cours de 4 coupes*

Matière sèche par plante. Distance entre les plantes 1,4 cm. Sur les abscisses les coupes, sur les ordonnées les réponses plastiques exprimées par le rapport

$$\frac{\text{performance en mélange}}{\text{performance en pur}} - 1$$

Dans l'expérience réalisée à Lodi sur le terrain, nous avons étudié 6 génotypes, dont 4 familles S_0 et 2 variétés commerciales : « Europe » et « Florida » ; donc 6 monocultures et 15 mélanges à la densité de 330 pl/m², la distance entre les plantes sur la ligne étant de 1,4 cm. Les 6 génotypes ont été étudiés aussi en mélange global. L'expérience a été réalisée avec la technique du semis en caissettes à fond mobile. Les caissettes sont mises en place environ un mois après le semis suivant un schéma qui permet de réaliser des lignes sur le terrain. Nous avons mesuré le poids sec plante par plante.

Après la première coupe on observe seulement des situations de compétition (fig. 4). Il faut noter qu'après la deuxième coupe le rendement du génotype *A* diminue beaucoup, ce qui permet à ses partenaires de récupérer. En ce qui concerne le rapport mélange/meilleur partenaire, nous n'avons trouvé aucun cas où le mélange soit supérieur au meilleur des deux partenaires (tabl. 6).

TABLEAU 6

Intérêt des mélanges par rapport au meilleur des deux partenaires
(matière sèche par plante)

Coupes	1	2	3	4
A + *B*	— 0,**19**	— 0,**12**	— 0,05	— 0,**23**
A + *C*	— 0,**29**	— 0,**13**	— 0,**22**	— 0,**27**
A + *D*	— 0,**31**	— 0,**13**	— 0,**26**	— 0,**24**
A + *E*	— 0,**31**	— 0,**22**	— 0,**16**	— 0,**27**
A + *F*	— 0,**21**	— 0,06	— 0,**18**	— 0,**18**
B + *C*	— 0,**25**	— 0,07	— 0,**15**	+ 0,01
B + *D*	— 0,**21**	+ 0,04	— 0,07	— 0,04
B + *E*	— 0,**27**	— 0,**16**	— 0,**19**	— 0,**21**
B + *F*	— 0,03	— 0,**14**	— 0,**16**	— 0,**18**
C + *D*	— 0,10	0,00	— 0,08	— 0,08
C + *E*	— 0,09	— 0,15	— 0,**12**	— 0,**11**
C + *F*	— 0,**27**	— 0,**20**	— 0,10	— 0,05
D + *E*	— 0,**17**	— 0,07	— 0,**14**	— 0,08
D + *F*	— 0,**17**	— 0,**16**	— 0,10	— 0,**13**
E + *F*	— 0,**22**	— 0,**24**	— 0,**17**	— 0,**17**

Note : On a indiqué en chiffres gras les valeurs supérieures à 10 p. 100.

Dans le tableau 7 sont résumés les résultats de l'analyse diallèle sur la base d'une plante. Le premier fait à souligner est la signification de l'aptitude générale à l'association dans toutes les coupes, tandis que dans l'expérience précédente ce paramètre n'était significatif que de temps en temps. Il est bon de rappeler que les génotypes utilisés dans l'expérience précédente ne différaient que par la précocité. L'aptitude générale à la domination est toujours très significative. Il faut souligner que l'aptitude spécifique à la domination n'est jamais significative, tandis que dans l'expérience précédente elle l'était parfois.

La première conclusion est la suivante : sur la base des résultats concernant le rapport mélange/meilleur partenaire, dans un programme d'amélioration de la Luzerne il faudrait se concentrer sur la fabrication des monocultures. Et quel est le dispositif

TABLEAU 7

Signification des paramètres à chaque coupe
(matière sèche par plante)

Coupes	1	2	3	4
Entre cultures ...	**77,30**	**32,71**	**19,57**	**11,26**
Entre blocs	**4,80**	3,49	NS	NS
Analyse diallèle				
a	**116,78**	**25,98**	**21,91**	**8,12**
b	NS	NS	NS	NS
c	**424,25**	**199,08**	**112,64**	**46,60**
d	NS	NS	NS	NS

a : aptitude générale à l'association ;
b : aptitude spécifique à l'association ;
c : aptitude générale à la domination ;
d : aptitude spécifique à la domination.

Les valeurs de F sont indiquées pour les niveaux 5 p. 100 (chiffres maigres) et 1 p. 100 (chiffres gras).

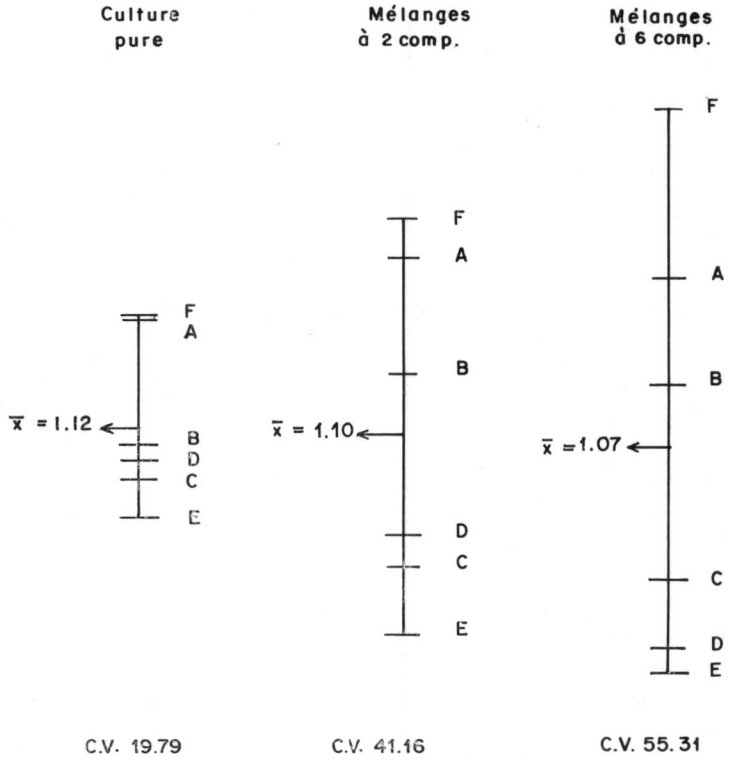


FIG. 5 — *Classement des génotypes en culture pure et en mélanges à 2 et à 6 composants*
Matière sèche par plante à la 2e coupe.
La moyenne générale et le coefficient de variation inter-génotypes sont aussi indiqués

à employer dans le test de descendances ? Puisque chez la Luzerne il y n'y a que des situations de compétition, cela revient au même d'utiliser un dispositif en parcelle pure ou en mélange, puisqu'on a le même classement des descendances (fig. 5). Il faut noter, de plus, que la variabilité entre les génotypes augmente dans les mélanges binaires et beaucoup plus dans le mélange global. Ces données confirment les résultats d'une expérience précédente effectuée avec 12 familles de Luzerne issues de polycross, en parcelle pure et en mélange global (ROTILI, 1970). Le fait que le mélange global augmente la variabilité entre les génotypes peut être expliqué à l'intérieur de la logique des situations de compétition.

Il faut préciser qu'il est possible de trouver chez la Luzerne des différences entre les classements des génotypes en culture pure et en mélange pour le caractère poids sec. Ceci a été également observé chez d'autres espèces (NORRINGTON-DAVIES, 1972). Nous avons constaté qu'il fallait rechercher la cause de ce fait dans le rôle que la précocité joue dans la compétition. En fait, si l'on exprime la vigueur au moyen de l'index poids sec pondéré par la floraison, on aura une parfaite correspondance entre les deux classements en parcelle pure et en mélange. Donc, si dans le test de descendances on étudie seulement le poids sec, le dispositif en mélange global est plus précis que celui en parcelle pure. Mais l'utilisation du mélange global n'est pas à prendre en considération à cause des plus fortes difficultés de réalisation.

Peut-on généraliser ces résultats ? Sur la base des 35 mélanges binaires est-il possible d'affirmer que chez la Luzerne les effets de l'association se manifestent toujours comme situations de compétition ? 35 mélanges binaires ne sont rien par rapport au nombre infini des mélanges possibles que l'on peut fabriquer. Il est évident que nous ne pouvons pas exclure l'existence de situations de coopération ; nous pouvons dire seulement que nous n'en avons pas trouvé. En même temps, il faut se demander quelle est la probabilité que ces situations existent. Les luzernes cultivées dans les pays européens ont une architecture bien définie et assez homogène, soit pour la partie aérienne de la plante, soit pour les racines, et on peut donc penser que ce matériel possède le même comportement, c'est-à-dire qu'au niveau des individus et des familles on trouve seulement des situations de compétition. Si cette conclusion est valable, il n'est pas nécessaire ni rentable d'utiliser un schéma d'amélioration qui prenne en charge les effets de l'association entre familles (GALLAIS, 1973).

En conclusion nous n'avons pas trouvé de paramètres qui soient en mesure de remettre en discussion l'importance des aptitudes à la combinaison : dans l'analyse diallèle, en effet, l'aptitude spécifique à l'association n'est jamais significative ; quant à l'aptitude générale à l'association, sa signification n'est pas en contraste avec l'existence généralisée de situations de compétition.

c) *Effets de l'association sur la variabilité intra-génotype.*

Nous avons résumé dans le tableau 8 les résultats des 15 mélanges de l'expérience de Lodi en ce qui concerne la variabilité intra-génotype. Le coefficient de variation des mélanges est toujours plus élevé que celui du meilleur des deux partenaires. Toutes les autres expériences ont donné le même résultat (ROTILI et ZANNONE, 1970 ; ROTILI *et al.*, 1973). Au moyen des mélanges on n'augmente donc pas le rendement mais on augmente par contre la variabilité intra-génotype.

TABLEAU 8

Moyennes et coefficients de variation intra-génotype des parcelles pures et des mélanges
Distance entre les plantes 1,4 cm. 2e coupe

Génotypes	$\bar{x}$	CV	Génotypes	$\bar{x}$	CV
A	1,40	72,75	*B*	1,07	73,94
B	1,07	73,94	*F*	1,41	65,31
A + *B*	1,24	76,19	*B* + *F*	1,21	65,80
A	1,40	72,75	*C*	0,98	91,37
C	0,98	91,37	*D*	1,03	97,37
A + *C*	1,28	89,66	*C* + *D*	1,03	85,06
A	1,40	72,75	*C*	0,98	91,37
D	1,03	97,37	*E*	0,88	96,87
A + *D*	1,26	85,27	*C* + *E*	0,85	97,06
A	1,40	72,75	*C*	0,98	91,37
E	0,88	96,87	*F*	1,41	65,31
A + *E*	1,14	105,21	*C* + *F*	1,15	89,21
A	1,40	72,75	*D*	1,03	97,37
F	1,41	65,31	*E*	0,88	96,87
A + *F*	1,33	73,38	*D* + *E*	0,97	87,83
B	1,07	73,94	*D*	1,03	97,37
C	0,98	91,37	*F*	1,41	65,31
B + *C*	1,02	84,87	*D* + *F*	1,21	87,62
B	1,07	73,94	*E*	0,88	96,87
D	1,03	97,37	*F*	1,41	65,31
B + *D*	1,14	90,98	*E* + *F*	1,09	91,70
B	1,07	73,94			
E	0,88	96,87			
B + *E*	0,93	102,72			

d) *Relation entre l'homogénéité et le rendement.*

L'homogénéité est aujourd'hui l'un des objectifs fondamentaux de la sélection car les variétés de Luzerne sont destinées à la transformation industrielle. Il faut préciser, tout de suite, que chez les plantes fourragères où la densité d'exploitation est très forte, il est vain de rechercher une homogénéité élevée car la variance phénotypique induite par la compétition est très forte.

Cependant, nous avons observé une différence non négligeable entre formules génétiques différentes, et même entre familles, au niveau du coefficient de variation intra-génotype. Par conséquent il est bon de rechercher le maximum d'homogénéité possible ; mais alors se pose le problème suivant : quelle relation y a t-il entre l'homogénéité et le rendement ? En termes concrets, un hybride simple très vigoureux obtenu à partir de lignées S_3 ou S_4 possède-t-il une réserve de variabilité permettant la meilleure exploitation du milieu ? Nous avons déjà donné une première réponse à

cette question en comparant les mélanges avec les génotypes en culture pure dans le tableau 8. De plus, nous avons étudié la corrélation entre la moyenne et le coefficient de variation intra-génotype de familles issues de polycross et de croisements diallèles à différents niveaux d'inbreeding. Cette corrélation est négative et très significative ($r = -0{,}80$ et $-0{,}67$, respectivement). Donc, non seulement il n'y a pas d'opposition entre le rendement et l'homogénéité mais, tout au contraire, le rendement maximum s'accompagne de la plus grande homogénéité. Il va sans dire que cette conclusion est valable pour un milieu déterminé. Si au contraire, le problème de l'adaptation concerne des zones géographiques différentes, on peut penser que la réserve de variabilité d'une formule génétique homogène (hybride simple) est insuffisante pour donner des performances toujours optimales.

Ces résultats nous semblent logiques car chez la Luzerne, où la densité d'exploitation est très élevée, la pénétration de la lumière joue un rôle prioritaire. Parmi les facteurs du milieu, la lumière est le plus homogène et il n'est jamais limitant ; par conséquent son exploitation sera meilleure si on utilise une formule génétique très homogène. Le modèle idéal pourrait être représenté par une variété dont tous les individus possèderaient le même nombre de tiges de même hauteur. En bref, pour obtenir des rendements élevés il faut rechercher la plus grande homogénéité possible.

Les données du tableau 9 semblent confirmer cette conclusion.

TABLEAU 9

Performance de formules génétiques différentes

PS : poids sec. Moyenne de 8 coupes en g/parc.
M : pourcentage de plantes mortes après 8 coupes

	$S_0 \times S_0$		$S_1 \times S_1$		$S_2 \times S_2$	
	PS	M	PS	M	PS	M
Meilleur hybride simple	19,87	69	23,28	44	30,09	31
Meilleure 4-clone Syn. 2	18,28	63	21,21	45	26,62	38
8-clone Syn. 2	16,92	69	17,90	63	22,55	63

L'examen de ces données nous montre que :

— le meilleur rendement est réalisé avec la formule génétique la plus homogène : hybride simple au niveau $S_2 \times S_2$;

— les valeurs de mortalité les plus élevées se trouvent dans la variété à base génétique la plus hétérogène. Et cela est bien compréhensible puisque la mortalité n'est qu'une modification qualitative de variations quantitatives entraînées par la compétition. La mortalité élevée de l'hybride simple au niveau $S_0 \times S_0$ n'est pas en contradiction avec ce que nous avons dit car la structure génétique des clones S_0 est suffisamment hétérogène.

e) *La densité biologique comme base du phénomène de la compétition.*

Nous avons dit que, soit au niveau des individus, soit au niveau des familles, les effets de l'association se manifestent toujours comme situations de compétition.

Comment interpréter ces résultats ? Peut-on affirmer que les individus ou les familles qui gagnent en mélange possèdent une forte aptitude à la compétition ? A notre avis on ne peut pas parler d'aptitude à la compétition dans le sens actif du terme. Il faut toujours se rappeler que dans presque tous les termes employés dans les études sur la compétition il y a une note antropomorphique.

Nous avons formulé l'hypothèse de la densité biologique pour expliquer les performances des génotypes en mélange (ROTILI et ZANNONE, 1971).

Suivant cette hypothèse, disons qu'un génotype a un meilleur rendement en mélange qu'en parcelle pure, non à cause de son aptitude élevée à la compétition mais parce qu'il trouve dans le mélange une densité biologique plus faible que dans la parcelle pure.

En dernière analyse, un effet partenaire peut être réduit en effet densité et nous pouvons donc reproduire en parcelle pure le rendement d'un génotype en mélange en modifiant la densité numérique ou les facteurs du milieu.

La conclusion générale peut se résumer de la manière suivante : en culture dense les individus n'entrent pas en compétition entre eux, dans le sens littéral du mot, mais simplement ils se développent suivant leurs propres caractéristiques et exigences et les disponibilités du milieu. Travailler en culture dense, dans un programme d'amélioration, signifie exploiter les caractéristiques des plantes dans les conditions de la luzernière, et c'est l'amélioration de la luzernière le but final de notre travail et non la plante en elle-même.

Reçu pour publication en décembre 1974.

SUMMARY

THE MAIN PROBLEMS CONCERNING A LUCERNE BREEDING METHOD BASED ON THE INTERPLANT COMPETITION

The main problems are discussed concerning a Lucerne breeding method based on the interplant competition.

I. — *Choice of mother plants on the phenotype*

a) The yield components are studied in spacing as well as in dense sward. In spacing, the principals factors of yield are the number of stems and the plant height ; in dense sward they are the plant height and the thickness of stems.

b) The degree of agreement between the spaced plants and the sward conditions ranking of clones is very low, either the yield or the plant height and the number of stems are considered.

c) The importance of density, material (progenies or clones) and arrangement of plants in the field are studied in relation to the genetic parameters estimation. A good estimate of the heritability could be obtained either in lack of competition (spacing) or in presence of both intra- and intergenotypic competition (mixture of progenies or clones in dense sward).

II. — *Choice of mother plants by progeny testing*

The progeny-test has always to be carried out in sward conditions ; but, is the pure stand valid for this test ? The answer depends on situations involved by association effects (group effects) : cooperation, contest, competition. From the absence of cooperation and contest in the 35 binary

mixtures studied, the consequence derive that the progeny test made in pure stand will show the maximum of efficacy expecially if the vigour is measured by an index expressed by dry matter weight × flowering. The absence of situations of contest as well as of cooperation suggested to us the hypothesis of « biological density » liable to explain the variations of yield of genotypes from pure stand to mixture.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHRISTOPHE C., 1973. Action de la densité de plantation sur des paramètres génétiques de la Luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, **23** (1), 67-76.

CROWLE W. L., BOLTON J.-L., 1956. Heritability of yield, leaf weight and protein content in Alfalfa. *Rep. 15th Alfalfa Improvement Conference*, Saint-Paul (Min.), 3-6.

GALLAIS A., 1973. Some factors affecting strategy of breeding for yield in cross-fertilized forage plants. *Proc. first meeting of the Section Biometrics in plant breeding of EUCARPIA*, Hannover, 9-19.

JACQUARD P., 1972. *Glossaire de termes et définitions*, C. E. P. E., Montpellier.

GRIFFING B., 1967. Selection in reference to biological groups. I. Individual and group selection applied to populations of unordered groups. *Aust. J. Biol. Sci.*, **20**, 127-139.

GUY P., GENIER G., PORCHERON A., 1971. Objectifs et critères de sélection pour l'amélioration du rendement et de la qualité de *Medicago sativa*. *Symposium sur la luzerne et le trèfle violet*, Piestany, 61-79.

MATHER K.,.1969. Selection through competition. I. *Heredity*, **24**, 529-540.

NORRINGTON-DAVIES J., 1972. The diallel analysis of plant competition experiments. *EUCARPIA, Report of Fodder Crops Meeting*, Dublin, 181-192.

ROTILI P., 1970. Effects of the intergenotypic competition in the alfalfa polycross progeny-test. *Quad. Sper. Ist. Forag.*, Lodi, **2**, 53-64.

ROTILI P., ZANNONE L., 1970. Intra-and intergenotypic competition in *Medicago sativa*. *Rep. EUCARPIA, Fodder Crops Section Meeting*, Lusignan, 213-236.

ROTILI P., ZANNONE L., 1971. The use of competition in the breeding of lucerne. Report of *EUCARPIA, Medicago sativa* Group Meeting. *Quad. Sper. Ist. Forag.*, Lodi, **3**, 41-86.

ROTILI P., ZANNONE L., JACQUARD P., 1973. Effects of association and density on the evaluation of genotypes. *EUCARPIA, Meeting of the Fodder Crops Section*, Wageningen, 53-58.

Ann. Amélior. Plantes, 1975, **25** (1), 51-64.

SUR QUELQUES ASPECTS DE LA COMPÉTITION EN AMÉLIORATION DES PLANTES (1)

A. GALLAIS

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, I. N. R. A., 86600 Lusignan

RÉSUMÉ

Le développement du modèle de GRIFFING (1967) sur les effets de groupe permet de tenir compte des interactions entre individus dans la théorie de la sélection. La façon dont sont répartis les individus d'une même famille modifie l'appréciation de la valeur de celle-ci. Une application en est donnée au niveau de la sélection sur l'aptitude générale à la combinaison.

La nature des interactions entre individus doit influencer le type de variétés à créer. Le problème de l'intérêt de l'homogénéité est posé. Avec de forts effets de la compétition le sélectionneur doit savoir s'il doit rechercher des variétés « monocultures » ou des associations. L'importance de la compétition peut aussi influencer le choix entre variétés hybrides et variétés synthétiques. Différentes possibilités de sélection pour la performance en conditions de compétition sont envisagées.

INTRODUCTION

Il n'y a sans doute que très peu d'espèces cultivées où il soit possible de considérer que dans un peuplement, la performance d'un génotype soit indépendante des génotypes de ses voisins. Cette interdépendance entre individus sera sans doute d'autant plus marquée que la densité de culture sera forte. Pourtant, l'amélioration des plantes ne tient encore que très peu compte des interactions qui peuvent exister entre les individus d'une culture. Certes, par l'étude de la valeur des familles en cours de sélection à la densité normale de culture, le sélectionneur peut intégrer plus ou moins partiellement les interactions entre génotypes qui se ressemblent, mais il ne contrôle pas du tout l'effet des *interactions entre génotypes différents*. Il est vrai que la géné-

(1) Texte d'une communication à la réunion commune aux sections A. S. F., Méthodes et Techniques, et Plantes Fourragères, Versailles, 6 février 1974.

tique quantitative elle-même n'a pas encore introduit les effets de la compétition dans ses modèles. Aussi, après avoir montré comment cela peut être possible et en avoir déduit quelques premières conséquences, surtout valables pour le sélectionneur de plantes allogames, nous envisagerons l'effet de la compétition sur le type de variétés à créer et sur la façon d'apprécier la valeur du matériel en cours de sélection.

I. — LES PARAMÈTRES GÉNÉTIQUES DANS LE CAS DE COMPÉTITION

1. — *Définitions*

Dans le cas où les interactions entre individus d'un peuplement hétérogène sont très fortes, l'unité de production à considérer n'est plus la plante, mais un groupe de plantes. Dans un tel groupe, la performance d'un génotype dit *producteur* dépend de son propre génotype, mais aussi des génotypes de ses *partenaires* les plus immédiats. Un génotype donné d'une culture n'est influencé essentiellement que par un nombre limité d'autres génotypes. Les effets de ces génotypes voisins peuvent comprendre des effets partenaires additifs, des interactions directes entre producteur et partenaires et des interactions entre partenaires influençant l'effet producteur. Le degré de ces interactions, quand elles existent, est nécessairement limité. Pour estimer statistiquement ces effets il faut se donner une taille finie pour les groupes ($2, 3 \ldots n$) et considérer tous les groupes de taille n possibles avec une population de N individus (GRIFFING, 1967). Il y a là une analogie très forte avec l'analyse diallèle en génétique, mais l'analogie la plus forte est avec celle de l'étude de l'aptitude à la synthèse (GALLAIS, 1974 *b*) (étude de toutes les variétés synthétiques possibles à k parents avec N plantes ou lignées). Une telle expérience peut être réalisée au niveau de clones, mais aussi entre variétés, lignées fixées ou non... Nous utiliserons toujours le terme de « génotype » pour caractériser des unités génétiques aussi différentes. Un groupe de taille n sera formé par n unités équiprobables, mais chaque unité pourra être représentée par plusieurs individus (cf. travaux de CHALBI, 1967, JACQUARD, 1968-1974 et GALLAIS, 1970-1972 sur les associations binaires, c'est-à-dire sur les groupes de taille 2).

D'une façon *statistique*, il est alors possible de définir pour des groupes de même taille :

— *un effet direct* ou *producteur*, mesurant la production moyenne d'un génotype dans les différents groupes où il est présent ;

— un *effet additif de chacun des partenaires* ou *effet associé* mesuré par l'influence moyenne dans les différents groupes où il est présent, d'un génotype sur ses voisins. A ces effets additifs partenaires, pour une taille de groupe $n > 2$, il faut ajouter des *interactions* de 1er ordre *partenaire* × *partenaire*, définies à partir de l'influence moyenne de 2 génotypes dans les groupes où ils sont présents ; il est aussi possible de définir des interactions de 2^{e} ($n > 3$), 3^{e} ordre ($n > 4$) etc. ;

— *des interactions producteur* × *partenaire* et plus généralement des interactions producteur × partenaire × ··· × partenaire.

A partir de ces effets, il est possible de définir (GALLAIS, 1970) :

— *l'aptitude générale à l'association* d'un génotype comme la somme de son effet direct et de ses effets associés dans le groupe : c'est la production moyenne des groupes avec ce génotype ;

— *des aptitudes particulières à l'association* de 2, 3, ..., génotypes, définies comme des interactions d'ordre 1, 2, ..., à partir des groupes ayant ces génotypes.

Les effets qui viennent d'être définis au niveau des génotypes, peuvent être décomposés pour correspondre à des effets définis au niveau des gènes. Un gène peut avoir un effet direct et un effet associé. S'il y a compétition, il y aura des interactions entre gènes, allèles ou non, situés dans des génotypes voisins. La figure 1 illustre les interactions de 1er ordre entre gènes dans le cas d'un groupe de taille 2.

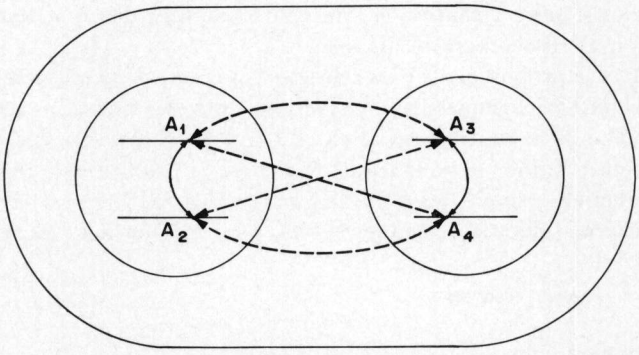


FIG. 1. — *Une cellule de compétition* (groupe) *avec 2 génotypes réduits à un locus* (A_1 A_2 et A_3 A_4)
Seules sont représentées les interactions de 1er ordre : en trait discontinu entre gènes de génotypes différents, en trait continu entre gènes d'un même génotype (dominance)

La plupart des expériences actuellement réalisées (cf. synthèse de JACQUARD, 1968-1974) porte sur des groupes de taille 2. Il est donc difficile de savoir quelle est l'importance pratique des interactions supérieures au 1er ordre. Si celles-ci sont faibles cela permettrait avec des paramètres définis dans des groupes de taille 2, les plus faciles à réaliser, de prévoir ce qui se passera dans des groupes de taille n ($n > 2$). L'intérêt de cette approche quantitative de la compétition résidera dans sa *valeur prédictive*, comme pour tout modèle statistique appliqué à l'amélioration des plantes. Il faut vérifier expérimentalement si les hypothèses à la base des modèles simplifiés leur suppriment toute valeur de prévision.

2. — *Quelques conséquences au niveau des moyennes et des variances de familles chez les plantes allogames*

Nous voulons simplement donner ici à titre d'application quelques conséquences de l'effet de la compétition sur les paramètres très importants pour le sélectionneur de plantes allogames que sont les aptitudes à la combinaison (GALLAIS, 1974 *a*).

Une première conséquence est que les interactions producteur × partenaire au niveau d'un hybride simple peuvent induire pour une densité donnée une aptitude spécifique à la combinaison (ASC), en dehors de tout phénomène de dominance. Cette composante de l'ASC sera évidemment variable selon la densité.

Une autre conséquence est que pour une densité donnée, *la moyenne d'une famille va dépendre de la façon dont sont répartis ses membres*. Ils peuvent être répartis au hasard parmi les membres d'autres familles de même nature, ou au contraire, ils peuvent être groupés selon leur parenté (voir annexe). A titre d'application pour l'amélioration des plantes allogames, il est particulièrement important de voir comment se relient les tests d'aptitude générale à la combinaison (AGC) selon qu'ils sont effectués sur la base de familles de demi-frères (HS) (cas du polycross) ou de pleins frères (FS) (cas du diallèle). On peut alors montrer (voir annexe), qu'au niveau d'une population panmictique en équilibre :

$$(AGC)_{FS} = (AGC)_{HS} + \text{constante}$$

Donc, la variance d'AGC ne sera pas affectée par le dispositif. Au niveau des moyennes, il faudra seulement faire attention si l'on veut comparer des AGC estimées par des dispositifs différents (polycross ou diallèle).

ROTILI (1971) a proposé pour tester des descendances de demi-frères de les mélanger, afin de mieux tenir compte des interactions entre les individus non apparentés. L'intérêt du mélange apparaît dans le cas du test polycross, en vue de la création d'une variété synthétique, et pour lequel il se pose le problème de la prévision de la valeur de la première génération (Syn 1) à partir des AGC des parents. Supposons que tous les parents soient sélectionnés ; alors, pour former la 1re génération, il suffit

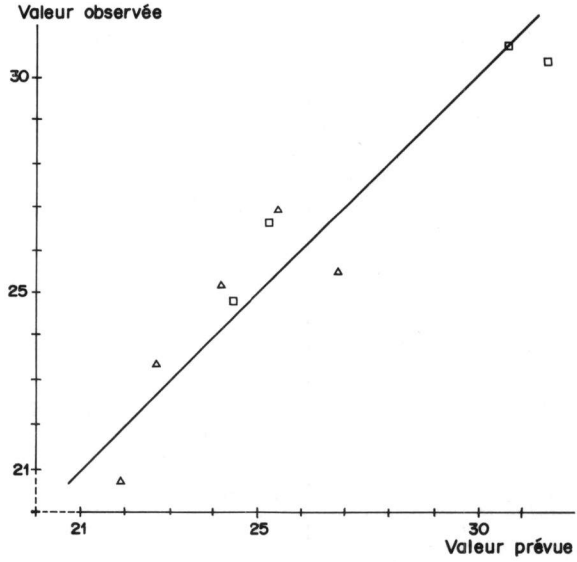


FIG. 2. — *Relation entre la moyenne de descendances « séparées » de différents polycross et la valeur du mélange correspondant*

La droite tracée représente la bissectrice. Chaque point représente un parent, les △ sont relatifs à une expérience et les □ à une autre expérience

de mélanger les descendances du polycross. L'application du modèle (Annexe) montre que la valeur observée de la Syn 1 par le mélange des descendances sera diffé-

rente de la valeur prévue en faisant la moyenne des descendances testées séparément. De plus, le classement des descendances dans les 2 systèmes de test ne sera pas le même. L'inconvénient du mélange est qu'il conduit à ne travailler que sur les effets directs alors qu'il faudrait aussi tenir compte des effets associés. Le test en descendances séparées intègre bien ces effets, mais, il est biaisé par des interactions direct × associé entre individus apparentés. Une seule méthode conduit à une AGC comprenant les effets directs et les effets associés des gènes, sans biais dû aux interactions entre apparentés : elle consiste à faire la moyenne de tous les groupes ayant en commun le parent dont on veut l'AGC (Annexe). Cette méthode a l'inconvénient d'être très lourde. Mais il faut remarquer que les conclusions relatives au test des AGC, en mélange, en descendances séparées, ou à partir de familles de pleins frères peuvent s'extrapoler facilement à la situation où les groupes ne sont pas définis.

Nous avons pu vérifier sur Dactyle (fig. 2, GALLAIS, 1973 *a*) pour une série de polycross qu'il y avait une très bonne relation entre les valeurs prévues sur la base des descendances séparées et la valeur observée du mélange. ROTILI (1971), sur Luzerne, était arrivé à une conclusion analogue. Mais, il n'y a aucune raison *a priori* pour que ce soit une conclusion générale.

D'autres conséquences de l'effet de la compétition sur des paramètres importants pour le sélectionneur de plantes allogames pourraient être envisagées. Mais celles qui précèdent montrent suffisamment que l'introduction de l'effet de la compétition dans les modèles de la génétique quantitative appliquée à l'amélioration des plantes allogames, est susceptible de faire modifier l'interprétation que l'on peut faire de la variabilité génétique et les méthodes de choix du matériel.

II. — LE TYPE DE VARIÉTÉ A CRÉER

1. — *Variété homogène ou hétérogène?*

L'hétérogénéité d'une variété peut être un facteur d'adaptation dans des conditions de milieu variable. Nous ne considérons ici que le cas de conditions de culture assez intensives, à milieu assez bien contrôlé. Dans ce cas, il faut savoir si l'hétérogénéité en elle-même peut être favorable au rendement. (DEMARLY, 1964). Peu de résultats semblent en faveur d'une telle situation. Au contraire des résultats expérimentaux (ROTILI, 1971 ; GALLAIS, 1972) montrent l'intérêt d'une *variété homogène* ou l'intérêt d'une *hétérogénéité contrôlée* par l'association de constituants bien définis, donc homogènes.

Avec une variété hétérogène, l'hypothèse faite est qu'il peut y avoir une coopération des génotypes, une complémentation dans le temps et l'espace. Cette coopération pourrait être renforcée par une sélection très forte (cas des plantes fourragères pérennes) retenant des génotypes « coadaptés » ; une telle situation peut sans doute se réaliser mais le résultat semble trop aléatoire, dépendant du milieu. Pour éviter cela le sélectionneur a alors le choix entre la création de variétés homogènes cultivées soit en *monoculture*, c'est-à-dire en culture d'une seule variété ou culture pure, soit en *association*. Dans les deux cas, il s'agit de contrôler les effets de la compétition.

Au niveau des monocultures, il faudra chercher à diminuer les interactions entre plantes (GALLAIS, 1972, 1973 *a*) tout en recherchant les facteurs de la productivité. Au niveau des associations, on recherchera les combinaisons de variétés qui conduisent à un rendement significativement supérieur à la meilleure monoculture. Ce problème se pose aussi bien pour des plantes autogames où les variétés classiques sont des lignées pures, que pour les plantes allogames où les variétés peuvent être des variétés hybrides ou des variétés synthétiques.

A court terme le choix entre variété monoculture et association (à 2 ou plusieurs constituants) dépendra de l'importance de la variance d'aptitude générale à l'association par rapport aux variances d'aptitudes particulières à l'association (à 2, 3 ... constituants). Si la variance de l'aptitude générale est la plus importante, l'objectif pourra être dans une première étape la création de variétés monocultures, les aptitudes particulières si elles existent n'étant utilisées que dans une deuxième étape par la sélection d'associations. Toutefois, même dans le cas où l'aptitude générale est la plus importante, la sélection d'associations pourrait aussi se justifier si le comportement en association ne s'explique pas suffisamment par les différences entre monocultures. Ce n'est que si l'avantage de l'association en général, ou de certaines associations, est suffisamment important qu'on pourra chercher à l'utiliser directement. Celui-ci ne pourra d'ailleurs s'utiliser facilement qu'au niveau des associations binaires.

A long terme, s'il existe une nette supériorité de l'association ou de certaines associations, le problème sera de savoir si cet avantage est fixable, à l'échelle humaine, dans une variété (lignée pure, hybrides ou synthétique). Il sera pratiquement infixable s'il est dû à une proportion donnée de génotypes ayant des caractères quantitatifs mutuellement exclusifs (exemple port dressé et port étalé). Dans l'état actuel de nos connaissances des mécanismes de la compétition (JACQUARD, 1974), il n'est pas possible de répondre. Mais il est clair que des recherches sur ces mécanismes pourraient modifier la stratégie de la création de variétés.

2. — *Variétés synthétiques ou variétés hybrides?*

Sans tenir compte de la compétition, les variétés hybrides sont théoriquement et pratiquement la meilleure façon d'utiliser le phénomène d'hétérosis. Mais la compétition au cours des générations de multiplication d'une variété synthétique est susceptible de remettre cela en cause en augmentant sa valeur. Une variété synthétique homogène n'évoluera pas de la même façon qu'une variété synthétique hétérogène. Dans le premier cas, l'élimination d'un génotype sera le résultat du hasard ; dans le second cas, il est fort probable qu'il y aura sélection, avec un effet non négligeable au bout de plusieurs générations.

Des résultats obtenus à la Station de Lusignan sur différentes espèces, avec des variétés synthétiques à nombre variable de constituants, semblent montrer que dans certains cas, une augmentation de vigueur de la 2^{e} (Syn 2) à la 3^{e} génération (Syn 3) donne à celle-ci un niveau comparable à celui de la 1re génération qui peut être considérée, par suite de l'autostérilité, comme un mélange d'hybrides simples (fig. 3). Ce phénomène a pu être relié à l'hétérogénéité de la variété (corrélation de 0,70** à 0,80** entre la différence Syn 3-Syn 2 et l'hétérogénéité mesurée au

** Significative au seuil 0,01.

niveau de la première génération). En dehors de ce phénomène, ces résultats montrent aussi nettement que *la compétition réduit assez fortement la dépression due à la consanguinité.*

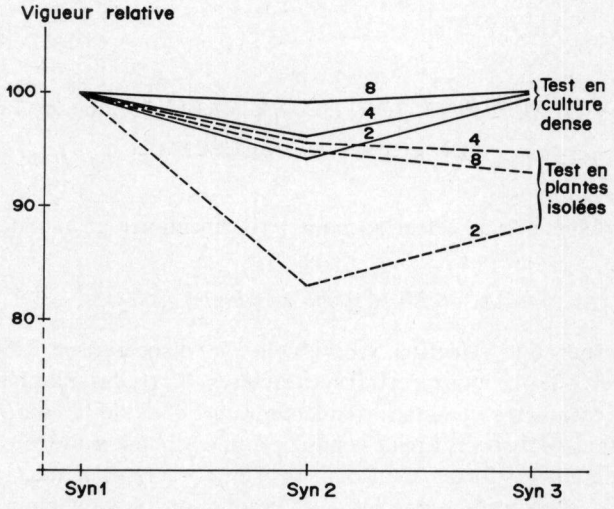


FIG. 3. — *Évolution moyenne de la vigueur de variétés synthétiques à 2, 4 et 8 parents dans une expérience sur Dactyle*
(Rapport des Travaux, Station de Lusignan, 1974)

Cependant, le phénomène de sélection mentionné pour les variétés synthétiques, n'aura pas nécessairement toujours un effet positif. Pour cela, il faudrait une corrélation positive entre l'aptitude à survivre (agressivité), et le rendement. Si cette corrélation est négative, la vigueur diminuera plus qu'il n'était attendu. Sur Dactyle (GALLAIS, 1972), nous avons pu observer que dans certains cas, l'agressivité était associée à un tallage élevé, alors qu'au contraire pour la productivité il fallait un faible tallage et de « grosses » talles. Il est sans doute possible d'agir sur cette liaison, mais, là encore, pour mieux contrôler l'effet de la compétition, il semble plus logique de créer une variété synthétique homogène par sélection précise des constituants en conditions de compétition. Dans le cas où il est possible de créer une variété hybride, si le phénomène d'hétérosis est assez fort, une sélection intégrant parfaitement les effets de la compétition conduira encore à un avantage des variétés hybrides.

Lorsque l'hétérosis existe, mais avec un contrôle précis de l'hybridation impossible à grande échelle, la compétition permet d'envisager la création de variétés *semi-hybrides* (WRIGHT, 1972 ; GALLAIS, 1973). Celles-ci sont formées par la première génération de croisement naturel de 2 lignées, non nécessairement fixées, mais à très bonne aptitude à la combinaison. Si la compétition est suffisamment forte, ce qui est le cas des plantes semées à très forte densité (plantes fourragères pérennes, par exemple) les individus résultant de croisements consanguins tendront alors à être dominés et éliminés par les individus résultant du véritable croisement : dans ce cas, il y a association positive vigueur-agressivité. La réussite de ce schéma sera

d'ailleurs renforcée par des phénomènes de compétition pollinique qui fait que l'allopollen est souvent favorisé par rapport à l'autopollen. Les premiers résultats obtenus sur Dactyle à la Station de Lusignan (1974) semblent montrer que cela est possible pratiquement.

III. — L'APPRÉCIATION DE LA VALEUR DU MATÉRIEL EN COURS DE SÉLECTION

Seul le problème de la sélection pour la performance en monoculture sera discuté ici.

1. — *La sélection en plantes isolées*

Pour effectuer une sélection individuelle, le dispositif en plantes isolées est très pratique et efficace pour certains caractères (port des plantes par exemple). Mais pour des caractères comme le rendement, si l'effet de la compétition est fort, une sélection dans ce dispositif peut conduire à une réponse nulle, ou même négative, pour le rendement à fortes densités. Le signe et l'importance de la réponse dépendent de la corrélation entre les 2 situations, ou plus exactement de la corrélation entre la valeur des parents appréciée en plantes isolées, et la valeur des enfants appréciée en conditions de compétition (tabl. 1, GALLAIS, 1972).

TABLEAU I

Expression du progrès génétique attendu, sur le rendement à forte densité, en un cycle de sélection individuelle phénotypique, selon différents critères de choix des individus (GALLAIS, 1972)

Critères de choix	Progrès génétique attendu sur le rendement à forte densité (Y_C)	Signe du progrès
1. Rendement à faible densité (Y_S)	$i_S \dfrac{\text{cov additive } (Y_S\, Y_C)}{\text{var } Y_S}$	$\gtrless 0$
2. Index à faible densité (I_S)	i_{I_s}	> 0
3. Effet direct (d)	$i_d \dfrac{\text{var additive } (d) + \text{cov additive } (a.d)}{\text{var } d}$	$\gtrless 0$
4. Effet direct (d) et effet associé (a)		
a) par index (I_{ad}) (GRIFFING, 1968)	$i_{I_{ad}}$	> 0
b) par niveaux indépendants	$? (< 4\, a)$	> 0

i représente la sélection différentielle pour le critère sélectionné ; i_{I_s} et $i_{I_{ad}}$ sont définis de façon à être toujours positifs (GALLAIS, 1973 *b*). var Y_S (var d) représente la variance phénotypique du rendement en plantes isolées (de l'effet direct) ; l'expression cov additive représente la covariance entre les effets additifs des caractères indiqués entre parenthèses.

Si cette étape en plantes isolées se justifie pour d'autres caractères que le rendement, le sélectionneur devra alors chercher à rendre efficace sa sélection pour le rendement. Une solution est possible par la recherche d'un *index d'adaptation à la compétition* (à la densité), c'est-à-dire une combinaison linéaire de caractères en plantes isolées pour la réponse à la sélection du rendement en culture dense (tabl. 1). Ainsi sur plusieurs espèces de graminées fourragères, il a été mis en évidence à la Station de Lusignan (1970, 1974) qu'un port dressé, des feuilles longues et un tallage limité sont des caractéristiques des plantes isolées favorables au rendement en culture dense. De plus, comme elles apparaissent plus héritables que le rendement, mais en liaison avec lui, elles peuvent servir à corriger les données de rendement et permettre aussi une sélection plus efficace (GALLAIS, 1973 *b*).

2. — *La sélection en conditions de compétition*

a) *Cas particulier de la sélection sur descendance et de la sélection familiale.*

Une sélection sur descendance, une sélection familiale (ou une sélection combinée individu + famille) ont l'avantage de permettre assez facilement des tests en conditions de compétition, pour le rendement en monoculture. Dans les deux types de sélection, on dispose en effet de familles qui peuvent être étudiées dans un dispositif avec répétitions, à une densité proche de la densité normale de culture. Dans le cas de sélection sur descendance, ce sont les parents des meilleures descendances qui sont recombinés alors que dans une sélection familiale ce sont les meilleures familles elles-mêmes qui sont recombinées, « en masse ». Dans les deux situations, les observations de rendement pourront être efficacement complétées par la mesure d'un ou plusieurs caractères en relation avec le rendement mais moins affectés par le milieu (GALLAIS, 1973 *b*). Dans le cas d'une sélection combinée individu + famille, les observations réalisées sur l'individu n'auront de sens que si elles n'ont pas été trop influencées par ses voisins. Pour éviter cela, si la compétition est très forte, parallèlement au dispositif de test du rendement, le sélectionneur pourra aussi avoir les mêmes familles en l'absence de compétition (faible densité). Un tel schéma a été mis en application pour la sélection du Dactyle à la Station de Lusignan.

La remarque faite précédemment sur le fait que la performance d'une famille peut dépendre de la répartition de ses membres est valable pour les deux types de sélection. Dans le cas de fortes interactions entre individus, il faudrait donc tester les familles en les mélangeant ce qui impose l'identification de leurs membres (voir travaux de ROTILI, 1971). Si les familles sont testées séparément, la présence d'effets de groupe peut accroître l'efficacité d'une sélection familiale par rapport à une sélection sur descendance. Les résultats de SUBANDI et COMPTON (1974) sur Maïs tendent effectivement à montrer que pour le rendement à forte densité, la sélection familiale serait plus efficace que la sélection sur descendance, à la fois à faible et à forte densité et que sa supériorité serait encore plus nette par une sélection directe à forte densité.

b) *Cas d'une sélection individuelle.*

La difficulté de cette sélection est de tenir compte à la fois de l'effet producteur et de l'effet partenaire. La sélection des individus les plus vigoureux d'un peuplement est une sélection sur le seul effet producteur.

Une telle sélection risque de n'entraîner aucune réponse à la sélection, car elle

conduit à retenir des génotypes agressifs et vigoureux mais qui, recombinés entre eux, ne permettront pas une bonne extériorisation de leur vigueur : des génotypes vigoureux ou agressifs ont tendance à défavoriser leurs partenaires (GALLAIS, 1972). Ce qui est gagné par un constituant est souvent perdu par ses voisins (phénomène de compensation) (fig. 4). De plus, nous avons même signalé précédemment qu'il pouvait exister une certaine liaison négative entre les facteurs de la productivité et les facteurs de l'agressivité.

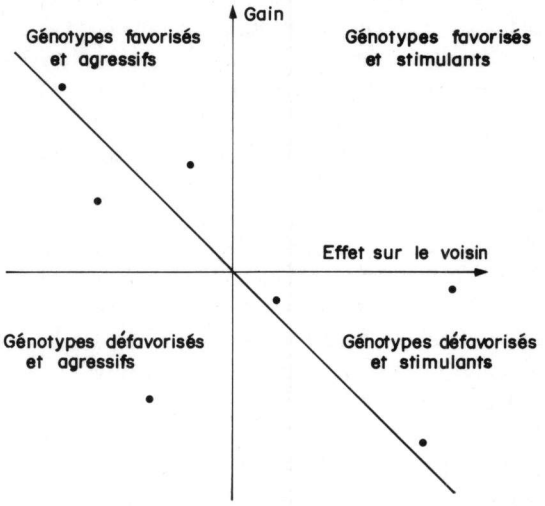


FIG. 4. — *Un exemple de la relation entre ce que gagne un génotype dans une association et ce qu'il fait perdre (par rapport à sa performance en monoculture)*
(la droite représente le cas de compensation totale).
Cas du rendement d'associations binaires chez le Dactyle (GALLAIS, 1972)

En considérant simultanément l'effet producteur et l'effet partenaire, sous forme d'un index de sélection, (GRIFFING, 1968) ou par sélection indépendante sur les deux effets, on assure un progrès génétique positif (tabl. 1). Il faut remarquer que le type idéal de génotype semble plutôt utopique : il faudrait qu'il soit stimulant pour ses partenaires et stimulé par eux. Ce n'est pourtant qu'avec de tels génotypes qu'il serait possible d'avoir une coopération bilatérale (ou multilatérale), assurant une stabilité du peuplement. Cette situation étant un peu théorique, en pratique, on cherchera à diminuer l'agressivité tout en augmentant les facteurs de la productivité en culture dense.

Si les interactions producteur × partenaire sont faibles, une autre façon de sélectionner en considérant l'effet partenaire sera d'utiliser un testeur commun (méthode analogue à un top-cross) et de mesurer les déformations du testeur.

CONCLUSION

Les interactions entre plantes seront difficiles à utiliser en sélection. Cependant il est permis d'attendre de leur prise en considération dans la théorie des méthodes de sélection quelques conséquences assez faciles à appliquer. D'un point de vue expé-

rimental, en vue de la création de variétés « monoculture », il serait bon d'avoir des comparaisons de l'efficacité des divers types de sélection possibles, ou d'avoir des estimations des paramètres permettant de telles comparaisons. Ces estimations sont d'ailleurs nécessaires pour choisir la méthode la plus efficace.

Parmi les travaux actuellement publiés, quelle que soit l'espèce, nous n'en connaissons pas qui permettent de comparer expérimentalement l'efficacité d'une sélection en plantes isolées à une sélection directe en conditions de compétition, chaque méthode étant conduite de façon à avoir l'efficacité maximale. Seuls les travaux déjà mentionnés de SUBANDI et COMPTON (1974) sur Maïs apportent quelques résultats sur les efficacités comparées de la sélection massale (selon la méthode de GARDNER, 1961), de la sélection sur descendance de demi-frères, et de la sélection familiale pleins-frères, selon la densité. Pour la réponse du rendement à forte densité, ils révèlent des interactions méthode × densité de sélection. Ainsi par exemple, la sélection massale est attendue plus efficace à faible densité qu'à forte densité, alors que c'est le contraire pour les deux autres méthodes. Cet exemple suffit à justifier de nouvelles recherches sur les méthodes de sélection en intégrant les effets de la compétition, qui dépassent largement les effets de densité. Ces recherches devront considérer le progrès génétique obtenu par unité de temps et de moyens engagés. Ce sont de telles études qui permettront de définir une véritable stratégie de l'amélioration des plantes considérant les effets de la compétition.

Reçu pour publication en novembre 1974.

SUMMARY

CERTAIN ASPECTS OF COMPETITION IN PLANT BREEDING

Development of GRIFFING's (1967) model of group effects enables interactions between individuals to be included in selection theory. The manner in which individuals of a family are laid out modifies family evaluation. An example is given for selection for general combining ability.

The nature of the interactions should influence the type of variety to be created. The problem of the value of homogeneity is posed. Strong competition effects require that the breeder know whether « monoculture » varieties or associations are to be sought. The extent of competition may also influence the choice between hybrid and synthetic varieties. Different possibilities for selecting for performance under competition are envisaged.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHALBI N., 1967. La compétition entre génotypes et ses effets sur les caractères quantitatifs de la Luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 67-82.

CHALBI N., 1967. Biométrie et analyse quantitative de la compétition entre génotypes chez la Luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 119-158.

DEMARLY Y. *et al.*, 1964. Analyses préliminaires de la compétition chez les luzernes. *Ann. Amélior. Plantes*, **14**, 131-155.

GALLAIS A., 1970. Modèle pour l'étude des relations d'associations binaires. *Biométr., Praxim.*, **11**, 51-80.

GALLAIS A., 1972. Competition and breeding for yield in cocksfoot. In : *Evaluation of breeding material in herbage crops*. Eucarpia report of fodder crops meeting. Dublin 4-7 sept. 72, Editor M. A. De VALLEE RIBEIRO., p. 201-232.

GALLAIS A., 1973 *a*. Some factors affecting strategy of breeding for yield in cross-fertilized forage plants. *Proc. 1st meeting Eucarpia Section « Biometrics in plant breeding. »* Edited by Hans RUNDFELDT and G. WRICKE, Hannovre, p. 9-19.

GALLAIS A., 1973 *b*. Sélection pour plusieurs caractères. Synthèse critique et généralisation. *Ann. Amélior. Plantes*, **23**, 183-208.

GALLAIS A., 1974 *a*. Effects of competition on means, variances and covariances in quantitative genetics. (en cours de publication).

GALLAIS A., 1974 *b*. Prévision de la vigueur et sélection des parents d'une variété synthétique. *Ann. Amélior. Plantes* (en cours de publication).

GARDNER C. O., 1961. An evaluation of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. *Crop. Sci.*, **1**, 241, 245.

GILLOIS M., 1964. *La relation d'identité en génétique*. Thèse Fac. Sci. Paris, 295 p.

GRIFFING B., 1967. Selection in reference to biological groups. I. Individual and group selection applied to population of unordered groups. *Aust. J. biol. Sci.*, **20**, 127-39.

GRIFFING B., 1968. Selection in reference to biological groups. IV. Application of selection index theory. *Aust. J. biol. Sci.*, **22**, 131-42.

JACQUARD P., 1968. *Étude des relations sociales dans les peuplements végétaux : cas particulier de quelques graminées et légumineuses*. Thèse Doc. Etat, Fac. Sci. Montpellier, 173 p.

JACQUARD P., 1974. *Relations sociales dans les peuplements de végétaux supérieurs*. Document non publié. C. E. P. E., Montpellier.

ROTILI P., ZANNONE L., 1971. The use of competition in the breeding of lucerne. *Report of Eucarpia* Medicago sativa *group meeting. Quad. Sper. Ist. Forag.*, **3**, 41-86.

ROTILI P., ZANNONE L., 1974. Principaux aspects d'une méthode de sélection de la Luzerne basée sur des dispositifs qui utilisent la concurrence entre les plantes. Communication à la réunion A. S. F., 6 février 1974. *Ann. Amélior. Plantes*, **25** (1), 29-49.

STATION D'AMÉLIORATION DES PLANTES FOURRAGÈRES DE LUSIGNAN, 1970. Rapport des travaux 1962-1968. *Fourrages*, **41**, 20-38 et 73-94.

STATION D'AMÉLIORATION DES PLANTES FOURRAGÈRES DE LUSIGNAN, 1974. Rapport des travaux 1969-1971. *Fourrages* (en cours de publication).

SUBANDI, COMPTON W. A., 1974. Genetic studies in an exotic population of corn grown under two plant densities. II. Choice of a density environment for selection. *Theor. and appl. Genet.*, **44**, 193-198.

WRIGHT A. J., 1972. A theoretical appraisal of the relative merits of 50 p. 100 hybrid and synthetic varieties of grasses. *J. agric. Sci.*, Camb., **79**, 245-47.

ANNEXE

Exemple d'application du modèle de GRIFFING (1967) *au calcul des moyennes de familles chez les plantes allogames dans le cas de compétition* (GALLAIS, 1974 *a*).

Pour simplifier l'approche nous ne considérerons que les groupes de taille 2. Les conclusions obtenues se généraliseraient facilement à un groupe de n individus. De plus, si les interactions entre 2 individus voisins sont les principaux facteurs de variation, il suffit effectivement de considérer les groupes de taille 2 pour prévoir ce qui se passera dans une population. Dans cette application, donnée à *titre d'exemple*, nous considèrerons l'absence de dominance et l'absence d'épistasie, de telle sorte que les interactions entre gènes n'aient lieu qu'entre gènes allèles et soient du type « additive × additive » direct × associé (voir fig. 1). Il n'y a cependant aucune difficulté à tenir compte de tous les effets possibles. Dans ce cadre volontairement sim-

plifié, nous écrirons les expressions pour un seul locus, l'extension à n loci se faisant par simple sommation sur l'ensemble des loci concernés. Selon le modèle de GRIFFING (1967), dans un groupe de taille 2, formé par les génotypes ij et kl, la performance du génotype ij peut alors s'écrire :

$$y_{ij/kl} = \mu_R + {}_d\alpha_i + {}_d\alpha_j + {}_a\alpha_k + {}_a\alpha_l + {}_{da}(\alpha\alpha)_{ik} + {}_{da}(\alpha\alpha)_{il} + {}_{da}(\alpha\alpha)_{jk} + {}_{da}(\alpha\alpha)_{jl}$$

μ_R représente la moyenne de la population panmictique en équilibre avec une répartition au hasard des individus. C'est la population de référence. Dans cette population tous les effets définis ont une moyenne nulle et sont indépendants entre eux. ${}_d\alpha$, ${}_a\alpha$, ${}_{da}(\alpha\alpha)$ représentent respectivement l'effet additif direct d'un gène, son effet associé et l'interaction additive × additive direct × associé.

Supposons maintenant que les individus soient groupés en familles (F). Alors en prenant l'espérance des différents termes du modèle ci-dessus, on a toujours $E({}_d\alpha_i) = E({}_a\alpha_i) = 0$, mais du fait de la parenté des individus en compétition, $E_{da}(\alpha\alpha)_{ik} \neq 0$. En utilisant les conséquences de la relation d'identité introduite par GILLOIS (1964), il y a deux ensembles de couples i — k ($i \neq k$ ou $i \equiv k$). Si $i \neq k$ l'espérance sera nulle et si $i \equiv k$ l'espérance n'est pas nulle. Par application du théorème sur les espérances conditionnées, la moyenne μ_F de la population répartie en familles sera alors :

$$\mu_F = \mu_R + 4\,\varphi\, E_{da}(\alpha\alpha)_{ii}$$

φ représentant la probabilité d'avoir deux gènes identiques par tirage d'un gène dans chacun des deux individus voisins. $\varphi = 1/8$ pour des familles de demi-frères et $\varphi = 1/4$ pour des familles de pleins-frères.

Application à la mesure de l'aptitude générale à la combinaison

L'AGC d'un génotype ij se mesure comme la moyenne de familles de demi-frères ; nous distinguerons 4 cas :

1. Toutes les descendances de demi-frères sont mélangées, les individus d'une même descendance étant repérés :

Nous supposerons alors qu'un individu d'une famille donnée n'est entouré que par des individus non apparentés. Un groupe de taille 2 a donc pour structure (ix, yz) avec la probabilité 1/2 et avec la même probabilité $(jx', y'z')$. Par utilisation du modèle 1, et en prenant l'espérance de la quantité $1/2\ (y_{ix/yz} + y_{jx'/y'z'})$ sur x, y, z et x', y', z', il en résulte,

$$AGC_{ij/M} = 1/2\ ({}_d\alpha_i + {}_a\alpha_j)$$

2. Les descendances de demi-frères (HS) sont testées séparément.

Dans ce cas selon les gènes présents du génotype testé, le groupe peut avoir 4 structures équi-probables (ix, iy), (ix, jy), (jx, iy), (jx, jy), et en prenant l'espérance sur les gènes non issus du parent étudié :

$$AGC_{ij/HS} = 1/2({}_d\alpha_i + {}_d\alpha_j + {}_a\alpha_i + {}_a\alpha_j) + 1/4\,\{{}_{da}(\alpha\alpha)_{ij} + {}_{da}(\alpha\alpha)_{ji} + {}_{da}(\alpha\alpha)_{ii} + {}_{da}(\alpha\alpha)_{jj}\}$$

3. L'AGC est estimée à partir de familles de pleins frères (FS).

Dans ce cas, la performance d'une famille de pleins frères résultant du croise-

ment $ij \times kl$ a pour expression, par application du modèle 1 aux différents groupes possibles selon les gènes présents :

$$1/2({}_d\alpha_i + {}_d\alpha_j + {}_d\alpha_k + {}_d\alpha_l + {}_a\alpha_i + {}_a\alpha_j + {}_a\alpha_k + {}_a\alpha_l)$$
$$+ 1/4\{{}_{da}(\alpha\alpha)_{ii} + {}_{da}(\alpha\alpha)_{jj} + {}_{da}(\alpha\alpha)_{kk} + {}_{da}(\alpha\alpha)_{ll}\}$$
$$+ 1/4\{{}_{da}(\alpha\alpha)'_{ij} + {}_{da}(\alpha\alpha)'_{ik} + {}_{da}(\alpha\alpha)'_{il} + {}_{da}(\alpha\alpha)'_{jk} + {}_{da}(\alpha\alpha)'_{jl} + {}_{da}(\alpha\alpha)'_{kl}\}$$

avec ${}_{da}(\alpha\alpha)'_{ij} = {}_{da}(\alpha\alpha)_{ij} + {}_{da}(\alpha\alpha)_{ji}$

D'où en prenant l'espérance sur k et l :

$$AGC_{ij/FS} = 1/2({}_d\alpha_i + {}_d\alpha_j + {}_a\alpha_i + {}_a\alpha_j)$$
$$+ 1/4\{{}_{da}(\alpha\alpha)_{ij} + {}_{da}(\alpha\alpha)_{ji} + {}_{da}(\alpha\alpha)_{ii} + {}_{da}(\alpha\alpha)_{jj}\} + 1/2\ E_{da}(\alpha\alpha)_{kl}$$

$$AGC_{/FS} = AGC_{/HS} + 1/2\ E_{da}(\alpha\alpha)_{kk}$$

4. L'AGC est estimée à partir de familles de demi-frères répartis en groupes formés par des individus non apparentés.

Dans ce cas l'AGC d'un parent est calculée en faisant la moyenne de tous les groupes ayant en commun ce parent. D'où :

$$AGC_{ij/R} = 1/2({}_d\alpha_i + {}_d\alpha_j + {}_a\alpha_i + {}_a\alpha_j)$$

C'est la meilleure estimation de l'AGC car elle considère à la fois les effets directs et les effets associés et elle n'est pas biaisée par des interactions direct × associé entre individus apparentés.

Ann. Amélior. Plantes, 1975, **25** (1), 65-83.

CONSIDÉRATIONS THÉORIQUES SUR LA CONCURRENCE CHEZ LES VÉGÉTAUX (1)

Y. DEMARLY

Laboratoire d'Amélioration des Plantes, I. N. R. A.,
Université Paris-Sud,
91405 Orsay

RÉSUMÉ

Étude de la représentation topologique de diverses situations biologiques et notamment des interférences de concurrence. Tentative d'établissement de lois générales des évolutions morphogénétiques sous ces régimes d'interférence.

A. — QUELQUES DÉFINITIONS PRÉALABLES

Situation biologique.

Un état biologique quelconque peut être défini par un ensemble de paramètres qui ont chacun une cinétique oscillatoire mais possèdent une possibilité d'exister à une valeur donnée à l'instant t, c'est-à-dire une fonction de répartition. A l'instant t, le point représentatif de la valeur de ces paramètres dans l'espace topologique détermine une situation biologique.

Ouvert.

Une situation biologique décrite par un certain nombre de paramètres, qui peuvent évoluer avec le temps, définit un espace topologique ouvert, c'est-à-dire un ensemble sans frontières (au moins selon l'axe du temps).

(1) Ce texte constitue l'exposé de synthèse de la journée organisée par l'Association des Sélectionneurs français sur la Compétition. Versailles 6-2-1974.

Cône d'avenir.

A partir du point représentant une situation à l'instant t, dans un système d'axes donnés par chaque paramètre, s'ouvre un ensemble de possibilités d'évolutions futures qui détermine le cône d'avenir de la situation.

Chréode.

(Vient probablement du grec khreia : phrase importante, sentence, et du latin chria qui a donné chrie en français : exercice des écoles antiques qui consiste en l'adaptation d'une loi générale à un cas particulier).

Le cône d'avenir comprend une multitude de trajectoires d'évolution d'une situation. Le cheminement préférentiel où s'engage une situation, constitue sa chréode. Par exemple une voie de morphogenèse est un cas particulier de chréode.

Désordre — Entropie.

Une situation couvre généralement un ensemble d'éléments appartenant à l'espace emboîté de niveau inférieur. Ces éléments peuvent être, soit désordonnés (ou variés), soit stratifiés (ou plus monomorphes). Le niveau de désordre mesurant l'entropie du système.

Une chréode correspond donc à un choix ou un ordonnancement progressif dans ces éléments polymorphes.

Attracteurs biologiques.

Les forces qui agissent sur les paramètres biologiques d'une situation à un instant t constituent ses attracteurs. Elles tendent à déterminer parmi le cône d'avenir des réponses possibles, celle qui est retenue, c'est-à-dire la chréode que suit la situation au temps $t + 1$.

B. — LES ÉLÉMENTS EN PRÉSENCE

1. — *Les niveaux*

Dans les analyses qui vont suivre, nous nous limitons volontairement à une population végétale monospécifique, mais aucune difficulté ne se présenterait pour étendre les réflexions à l'ensemble d'un écosystème. Cette population peut être considérée comme un groupe isolé, face à un environnement complexe (physico-chimique et biologique).

Sur le plan génétique, la population apparaît comme un ensemble informationnel s'exprimant d'une manière continue mais parfaitement repérable à certains niveaux tels que : la cellule, l'organe ou le tissu, l'individu, la population. Pour chacun des niveaux, les suivants constituent l'environnement (fig. 1).

Considérés du point de vue statique, on peut représenter ces niveaux sous formes d'espaces emboîtés de dimension quatre (espace-temps), chacun étant loca-

lement décrit par un point représentatif. Pour une approche biologique plus exacte, il est préférable de situer chaque point particulier d'un niveau dans un espace topologique de dimension plus élevée dont les axes représentent les paramètres biologiques significatifs du niveau considéré. Ainsi, classiquement, dans une population, on prendra comme caractéristiques les fréquences phénotypiques, les classes d'âge, la fertilité à chaque génération, etc. Pour une cellule, par contre, on s'intéressera à sa différenciation histologique, à sa position, à son taux de division, etc. On peut dire que la biologie a pu exprimer l'essentiel des observables de ces systèmes.

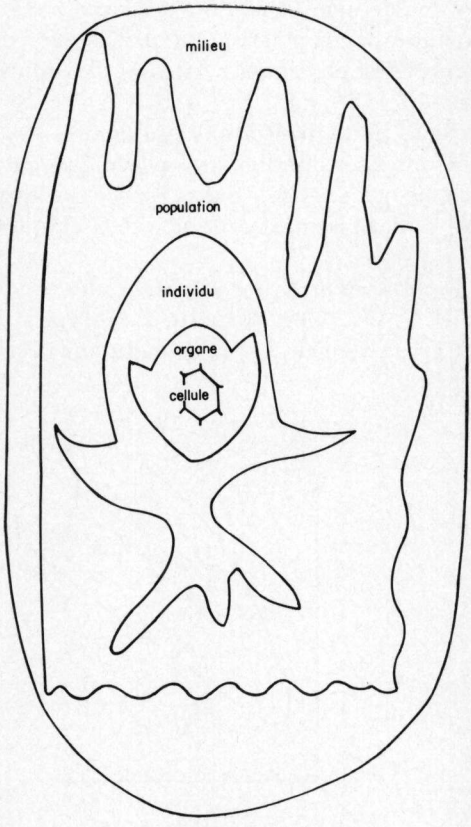


FIG. 1. — *Les espaces emboîtés*

Malgré l'évidente continuité fonctionnelle entre les divers espaces, ces niveaux ont été plus facilement repérables parce qu'ils représentent, les uns vis-à-vis des autres, une frontière qui définit leur forme (ou leur fonction), topologiquement simple ou complexe, mais douée d'une certaine stabilité structurelle : ces niveaux restent isomorphes entre les limites d'une certaine intensité perturbante. Pour des raisons de simplification, nous n'avons pas décomposé le niveau cellulaire, mais par la suite nous utiliserons fréquemment les sous-espaces qui le constituent : cytoplasme, noyau, chromosomes, etc.

2. — *Les situations et leurs régimes transitionnels*

Chacun des niveaux de repérage peut être caractérisé par une situation locale qui est constituée par les coordonnées des paramètres définissant la position d'un niveau individuel g, dans l'espace G des caractéristiques possibles (dont les axes sont les paramètres biologiques). On peut donc parler de situation de population, de situation individuelle, de situation cellulaire, de situation cytoplasmique, de situation nucléaire, etc. caractéristiques d'un état donné à un instant donné. La moyenne des situations g d'un niveau, engagées dans une certaine voie à un instant t, s'écrira $\bar{g}$. Par exemple, dans une cellule, une situation cytoplasmique g sera caractérisée à la fois par un état biochimique, par sa polarisation, par les effectifs et les natures de ses organites, par ses propriétés physiques : vitesses de diffusion, champs électrostatiques, viscosité etc.

L'ensemble des cellules participant à un tissu donné, ou à un organe, ou à une fonction, permet de définir une situation cytoplasmique moyenne $\bar{g}$. La position de g vis-à-vis de $\bar{g}$ de même que celle de $\bar{g}$ dans l'espace G sont évidemment des fonctions des espaces U, V, W dans lesquels est emboîté G et qui constituent son environnement.

A tout instant t, il existe dans G une situation idéale g_i qui est la plus stable possible en fonction de U, V, W..., c'est une sorte d'idéotype structurel. Les distances topologiques entre g et g_i ainsi qu'entre $\bar{g}$ et g_i mesurent la précarité des situations locales (fig. 2).

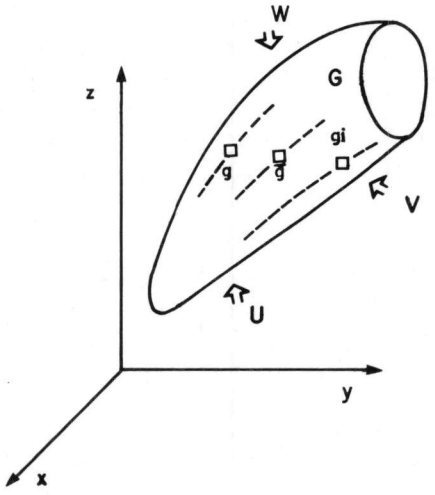


FIG. 2. — *Les attracteurs* $\vec{U}$, $\vec{V}$, $\vec{W}$ *jouant au temps* t *sur un ensemble de situations* g *de même niveau*
N. B. : Les axes x, y, z sont arbitraires, ils représenteraient 3 des natures paramétriques caractérisant l'observable G

A la limite de deux situations (de même niveau : par exemple, deux situations cellulaires ; ou de niveaux différents : par exemple, situation cytoplasmique, situation nucléaire) s'établit une sorte de conflit entre deux régimes. Il en résulte une onde de choc qui différencie des ruptures de phase et donc des membranes et donc aussi une

certaine morphologie. L'analyse fondamentale des phénomènes de compétition se ramène donc à l'étude des lois et des phénotypes résultant de ces interactions. Il semble impossible de comprendre la compétition entre deux individus sans faire intervenir la cascade des dynamiques aux niveaux inférieur et supérieur : nous verrons qu'il arrive fréquemment qu'une situation principale soit fortement conditionnée par les régimes transitionnels qui limitent son domaine.

3. — *Les dynamiques*

Les différentes situations installées sont des résultantes de deux types de dynamiques :

— Une dynamique mobile, liée au fonctionnement métabolique constant, qui détermine, dans chaque situation, des gradients, des polarisations, des débits énergétiques et qui a essentiellement pour base le flux et la cinétique de petites et moyennes molécules (eau, glucides, acides gras, acides aminés, nucléotides).

— Une dynamique stable, constituée par les membranes au sens le plus large : épiderme, parois, membranes cellulaires, organites, membranes nucléaires, chromosomes etc., de structure moléculaire plus complexe (protéines, acides nucléiques, etc.).

Le produit topologique de ces deux dynamiques entraîne des interactions. En particulier, les membranes jouent un rôle de filtre et déforment donc la dynamique mobile en lui livrant une information qui leur est propre (ou l'équivalent d'une information) : information vraie, perméabilité sélective, information de position, etc.

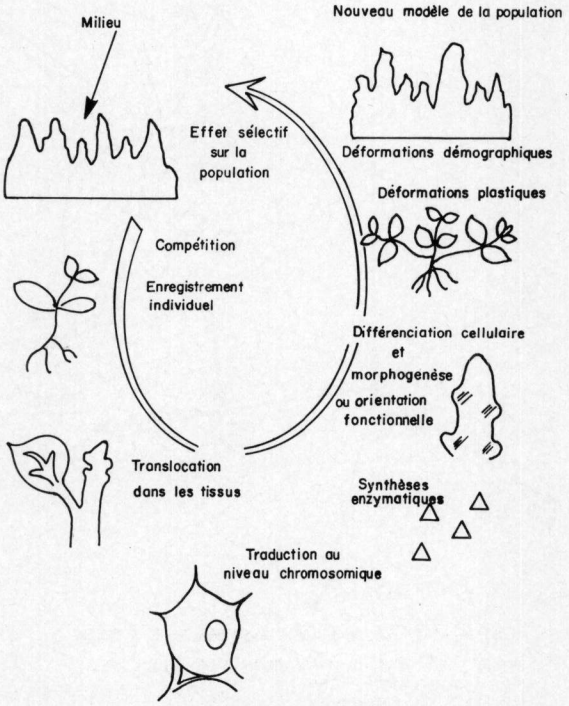


FIG. 3. — *Les interactions entre niveaux successifs*

Ainsi les divers niveaux emboîtés — milieu, population, individu, tissu, cellule, chromosome — interfèrent-ils les uns avec les autres par les dynamiques filtrantes de leurs faces de contact. Il s'y établit une libération d'information qui régit les cônes d'avenir des situations par la cinétique des dynamiques mobiles de part et d'autre de la membrane qui les sépare.

Ainsi, par exemple, un choc du milieu extérieur est-il reçu par les organes percepteurs de certains individus de la population, transmis et modifié avec résonnances successives au niveau des tissus par les complexes de corrélations internes, traduit au niveau des situations cytoplasmiques, de là aux situations nucléaires après filtration par la membrane nucléaire, aboutissant enfin à une dérépression génétique du champ chromosomique et libérant donc un certain nombre de synthèses enzymatiques. Le choc, par cascades successives d'interactions entre dynamiques mobiles et dynamiques filtrantes, entraîne donc une réponse structurelle et (ou) fonctionnelle qui remonte dans l'autre sens les différents niveaux. On assiste donc à un dialogue constant à travers les espaces – temps emboîtés (fig. 3) et la morphogenèse résultante pour les individus qui coexistent traduit la concurrence.

4. — *Les attracteurs*

Chaque situation locale est un point particulier placé dans un champ de dynamiques, orienté par un ensemble d'attracteurs (fig. 4). D'une manière générale, les

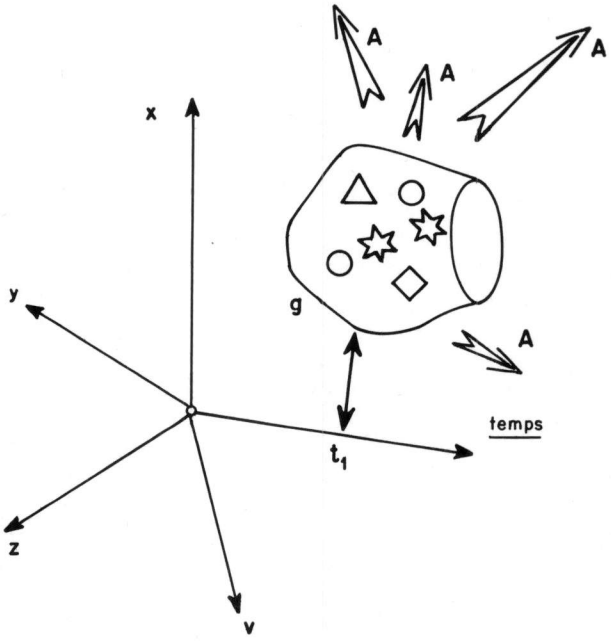


FIG. 4. — *Décomposition d'une situation g à l'instant* t_1

x, y, z, v : axes de paramètres biologiques.
t : axe privilégié, le temps.
g : l'ouvert, représentant une situation à l'instant t_1 avec sa structure interne et les attracteurs A.

attracteurs sont déterminés par l'interaction entre les états internes et les situations environnementales par rapport au niveau considéré. Ainsi la situation nucléaire définit en majeure partie les attracteurs chromosomiques. La situation cytoplasmique est un attracteur du champ nucléaire et n'agit qu'au second degré pour définir les attracteurs chromosomiques.

Nous emploierons parfois le terme « situation épigénique » pour désigner le système des situations qui, à un degré quelconque, participent à la fixation des attracteurs du champ génique.

A la limite de deux situations apparaissent, nous l'avons vu, des ondes de choc qui déterminent une structure formelle douée d'une certaine stabilité. Cette rupture de phase possède une dynamique mobile généralement oscillante qui donnena issance à des ondes d'interférences et à des phénomènes de résonnances dont les périodicités superposées peuvent créer une cinétique vibratoire, statistiquement stable dans sa dynamique globale (fig. 5).

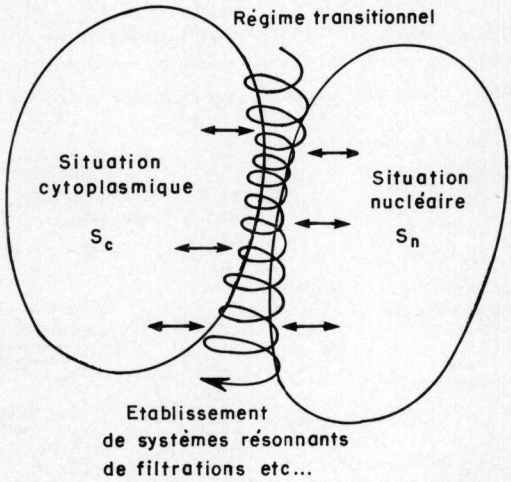


FIG. 5. — *Discontinuités et résonnances d'un niveau au suivant*

C. — ÉLÉMENTS DE BIODYNAMIQUE

1. — *Les bassins d'attraction*

Les positions de g dans l'ouvert de l'espace-temps sont déterminées par un champ de dynamiques locales (constitué, comme nous l'avons vu, à partir des états internes de la situation et des forces vectorielles agissant sur cette situation).

Chaque situation, en fonction du champ de dynamiques et de ses attracteurs, va donc évoluer en décrivant une fibre de l'espace G. Nous examinerons ensuite les lois biologiques qui définissent les attracteurs. On peut dès maintenant concevoir que l'évolution d'une situation donnée g présente un certain nombre de possibilités d'attraction (plusieurs attracteurs qui entrent en compétition). Sous leur jeu, les états internes de g vont s'orienter vers des bassins d'attraction dont la topologie peut se présenter de manières diverses.

Si l'on se trouve en présence de gradients successifs dans l'intensité du champ des dynamiques, les bassins d'attraction d'une situation peuvent se présenter comme une succession régulière limitée par des hypersurfaces simples, par contre, s'il existe des conflits d'attracteurs, des bifurcations dans les processus évolutifs, des résonnances, etc..., la topologie des divers bassins peut être très enchevêtrée. Lorsque plusieurs attracteurs sont en compétition, c'est toujours l'attracteur stable de potentiel minimum qui l'emporte selon la convention de Maxwell (voir plus loin, les principes de biodynamique) ; cependant les glissements d'un bassin topologique au suivant ne sont pas instantanés. Il n'y a donc pas rupture de morphogenèse ou discontinuité de fonctionnement, mais passage progressif vers le nouveau régime.

2. — *Les chréodes et le programme génétique*

L'espace libre des états parcourus par la situation g correspond à un cheminement préférentiel dans les bassins d'attraction successifs et détermine une chréode (WADDINGTON, 1957). A partir d'une situation initiale, la chréode comprend un ouvert d'initiation qui pourra se subdiviser ensuite en ouverts d'initiation de sous-chréodes : il se présente alors des zones de bifurcation ou zones ombilicales (fig. 6).

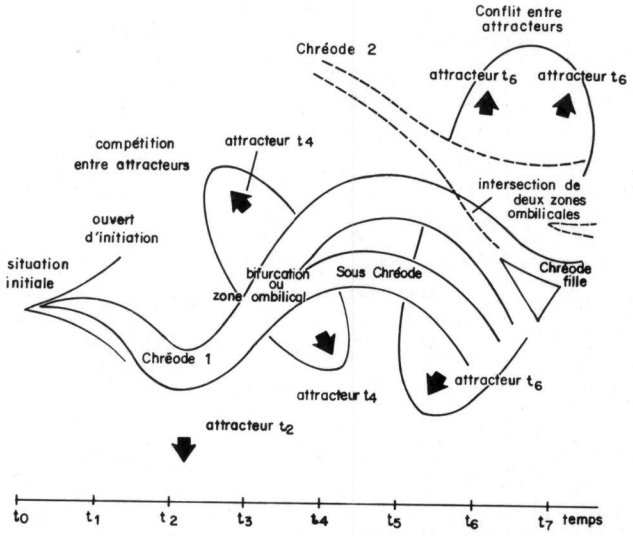


FIG. 6. — *Les chréodes au cours de la morphogenèse d'un ensemble*

L'intersection de deux chréodes peut aussi donner une chréode-fille. On appelle parfois déploiement d'une situation, l'ensemble des expressions qu'elle peut donner dans un ouvert d'initiation. On notera que l'espace fibré décrit par le point g représente tout aussi bien, selon le niveau considéré, le programme génétique, la différenciation cellulaire, la morphogenèse de l'individu ou le modelé d'une population soumise aux pressions de sélection et à la compétition entre individus.

Nous avons vu que les bassins d'attraction qui déterminent les chréodes peuvent s'organiser en une surface topographique plus ou moins complexe. Ils peuvent, en

particulier, s'enchevêtrer et s'absorber. La chréode peut changer de vallée après franchissement des seuils au cours d'une oscillation périodique ou d'une traversée d'un tissu par un flux énergétique.

Cette succession des attracteurs ne doit pas du tout être considérée comme un phénomène aléatoire. En effet, la structure vivante est douée d'un plan d'information, initialement concentré dans le zygote lors du franchissement de génération, mais ensuite réparti dans toutes les dynamiques filtrantes d'une situation. La « consommation » régulière de cette information par l'interaction entre dynamique mobile et dynamique filtrante constitue pour partie un système fermé auto régulé qui est le « programme » génétique fixe d'une espèce. La figure 7 en donne une illustration au

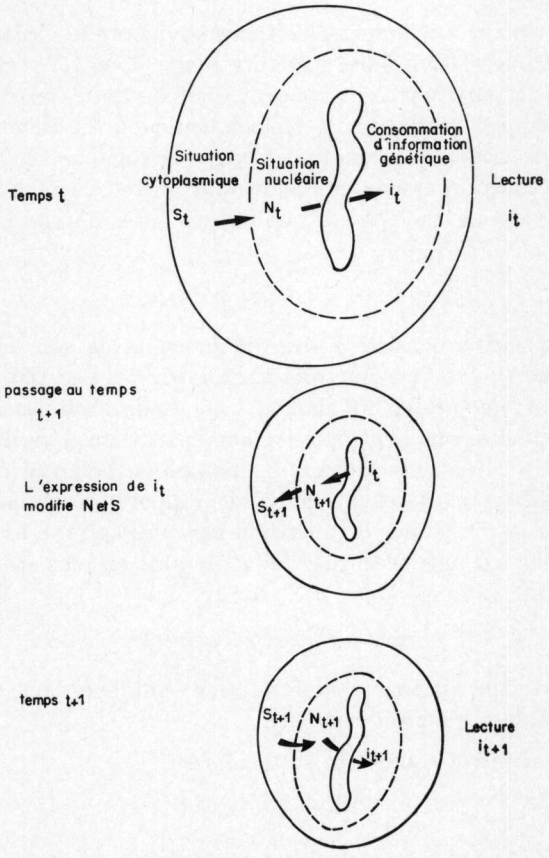


FIG. 7. — *Le « programme » génétique au niveau cellulaire*

niveau cellulaire. Les attracteurs caractérisés dans la situation épigénétique (S_t, N_t) ont défini une chréode i_t dans l'espace chromosomique qui lui-même, par cette fibration, a déformé la configuration des bassins d'attraction et engendré les nouveaux attracteurs (S_{t+1}, N_{t+1}).

En plus de ce programme fixe, les ondes de choc liées aux effets du milieu (physique ou biologique, c'est-à-dire intégrant le développement des végétaux voi-

sins) apportent des modifications dans le relief des bassins d'attraction. Elles entraînent donc une « accomodation » du programme fixe aux conditions de l'environnement. On appelle déploiement du génotype son expression dans l'espace-temps : une chréode est un élément particulier de ce déploiement. L'ensemble de toutes les expressions potentiellement contenues dans un génotype constitue son déploiement universel (THOM, 1972).

D. — LES PRINCIPES DE LA BIODYNAMIQUE

D'après un principe fondamental de thermodynamique, l'entropie d'un système fermé ne peut que s'accroître. Toute structure évolue donc vers l'état le plus probable qui est celui d'une répartition aléatoirement égale de toutes les composantes.

Selon ce principe, on aboutirait biologiquement à l'absence de toute organisation, de toute spéciation, à une sorte de « soupe biologique continue ». Or, la réalité possède une structuration et une cinétique tout autres. Nous avons donc tenté de formuler une série de 4 principes qui seraient les bases d'une biodynamique.

1. — *Premier principe*

Le premier principe consiste à dire qu'au cours de son développement tout système biologique évolue vers une organisation de plus en plus spécialisée.

Alors que l'entropie croissante aboutit à une égalisation par une équirépartition « en vrac » (on peut dire que l'entropie est une mesure du désordre), les chréodes de développement des situations biologiques telles que polarisation, différenciation, morphogenèse, valeurs sélectives des individus, rapports de compétition, modelé des populations, aboutissent à une organisation vers des formes topologiques dont la courbure est de plus en plus accentuée (donc de plus en plus spécialisée).

2. — *Deuxième principe*

Le second principe attribue à l'information contenue dans les systèmes biologiques cette aptitude à réduire l'entropie.

La variation d'entropie dans un système s'écrit :

$$\Delta S = \Delta_i S + \Delta_e S$$

où $\Delta_i S$ est la variation d'entropie interne au système s'il était isolé : elle ne peut qu'être positive ;

$\Delta_e S$ est la variation liée à des effets externes. BRILLOUIN (vers 1940) fait entrer l'information $\dot{I}$ dans ces effets externes et écrit :

$$\Delta(S - \dot{I}) \geqslant 0$$

ce qui revient à dire qu'à l'aide d'une information on peut obtenir une mise en ordre, donc une diminution d'entropie. On peut alors appeler négentropie cette information

utilisée (BRILLOUIN). Remarquons d'ailleurs que les formulations de l'entropie et de l'information mettent bien en évidence cette opposition :

$$S = K \log P \qquad \text{où } K = \text{constante de Boltzmann}, \; P = \text{probabilité de l'état du système}$$

et

$$\dot{I} = \log_2 \frac{I}{p} \qquad \text{où } p = \text{probabilité d'un état du message.}$$

D'après ce qui précède, on conçoit très bien comment se détermine l'utilisation progressive de l'information : à la fécondation, nous avons des sources d'information « primaire » (héréditaire) telles que le génotype et les organites du zygote. Mais, très vite, s'organisent des dynamiques filtrantes qui interviennent comme sources d'information secondaire en opérant des polarisations, des différenciations, des morphogenèses, des expressions phénotypiques liées à des valeurs sélectives etc. Chaque membrane, chaque limitation de phase, chaque phénotype, étant une

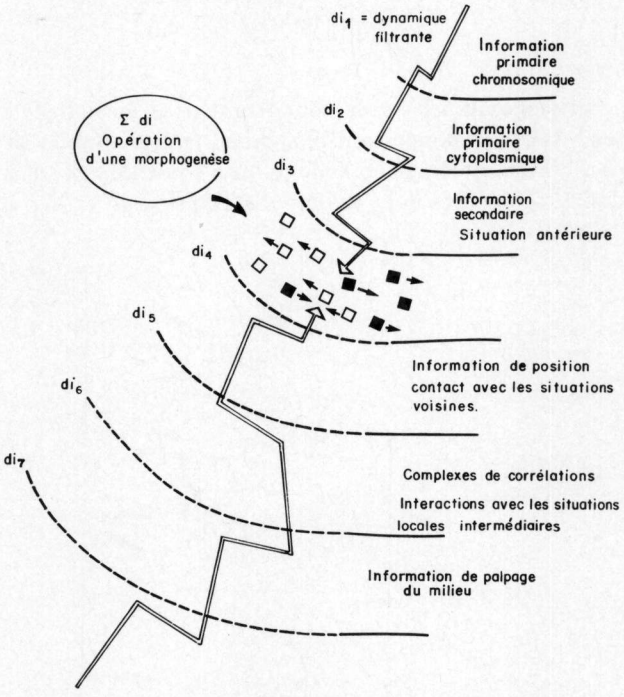


FIG. 8. — *Les dynamiques filtrantes et l'information*

source d'information filtrante progressivement utilisée pour la fibration de l'espace-temps et la canalisation des situations aux différents niveaux, on peut considérer que les mémoires sont, elles aussi, des sources d'information secondairement installées (fig. 8).

(Il est bien évident que cet ordonnancement du développement consomme de l'énergie en plus de l'information).

3. — *Troisième principe*

Le troisième principe de biodynamique rejoint les lois de thermodynamique. A un instant donné, à toute situation locale g, est associé un idéotype g_i (ou situation idéale) qui est défini comme la position la plus probable, c'est-à-dire la plus stable, dans le réseau des attracteurs.

L'idéotype g_i correspond à la structure topologique qui consomme le minimum d'information donc, qui, d'après l'expression de BRILLOUIN $\Delta(S - I) > 0$, maintient l'entropie maximale (dans le champ des attracteurs de cet instant). Ceci revient à dire que l'idéotype est représenté par l'hypersurface de courbure la plus faible. Pour simplifier, disons que c'est la forme topologique la plus simple dans des conditions environnementales données.

Toute situation locale g (définie dans l'espace-temps de ses paramètres) est munie d'un champ de dynamiques représenté par un vecteur l que nous appellerons charge. Cette charge s'écrit :

$$l = \frac{g_i - g}{g_i}$$

Ce troisième principe qui est le plus important pour la biologie s'énonce alors : à un instant donné, tout développement biologique tend à annuler sa charge. Ce qui revient à dire qu'à l'intérieur d'une chréode, g tend constamment à se rapprocher de g_i (g_i, une fois défini, représente donc le pôle d'attraction de g) (fig. 9).

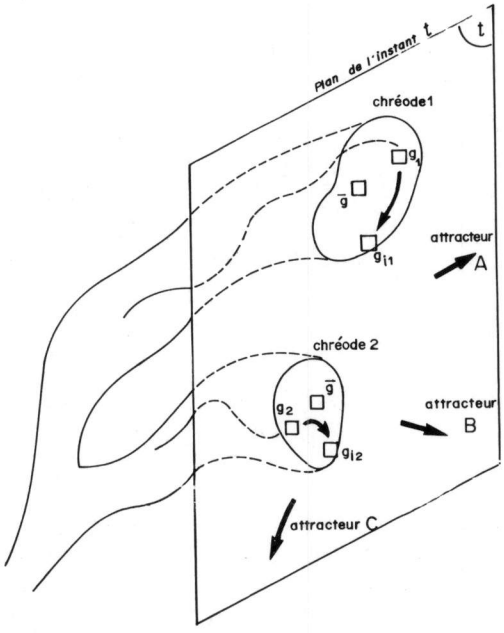


FIG. 9. — *Fibrations, charges et attracteurs à un instant* t
Cas de deux situations g_1 et g_2 ayant suivi deux sous-chréodes différentes

4. — *Quatrième principe*

Le quatrième principe définit le choix des attracteurs en conflit.

Il est fréquent que plusieurs situations g_1, g_2, g_3 ..... de coordonnées topologiques voisines soient attirées vers le même bassin d'attraction. Dans ce cas, il semble que le vecteur qui les fait évoluer vers la topologie g_i soit en fonction inverse de leur charge l_1, l_2, l_3. Ceci revient à dire que dans l'ensemble g_1, g_2, g_3..., chaque élément déforme sa fibration pour adopter une morphologie globale plus proche de g_i en maintenant pour l'ensemble le maximum d'entropie (c'est-à-dire en utilisant le minimum d'information). Ceci permet d'interpréter les différents aspects que peuvent prendre les relations sociales ou les effets de groupe dans les conditions de compétition.

E. — CONSÉQUENCES POUR L'INTERPRÉTATION DE LA COMPÉTITION

1. — *Niveau des individus*

L'évolution des situations épigéniques détermine un flux d'information centrifuge ; les modifications du milieu entraînant un flux centripète. En une zone de différenciation d'un individu, la rencontre de ces champs de dynamiques locales permet une construction polymorphe d'organes variés et accommodés : apex, ébauches de bourgeons, ramifications orthotropes ou plagiotropes, structure foliaire (feuilles d'ombre, de lumière, structure des chloroplastes, tallage, passage à la phase reproductrice, etc.). Chaque modelé, à chaque saison, apparaît comme la résultante des tentatives élémentaires de rapprochement vers l'idéotype.

On peut d'ailleurs constater, chez des individus vivant dans des conditions de milieu stables, une certaine convergence phénotypique. On devrait, en effet, s'attendre, si l'attracteur g_i était rigoureusement stable, à un équilibre monomorphe. Cette isotypie (sélection de phénotypes identiques) est signalée par les auteurs qui étudient le phénomène de compétition entre individus. Lorsque la densité d'invidus est suffisamment élevée pour qu'un facteur du milieu soit limitant durant une assez longue durée, on constate une convergence phénotypique appelée phénomène d'agrégation. Cet attracteur stable se traduit par une répartition en loi binomiale négative. On peut tester sommairement ce phénomène par la comparaison de la variance s^2 à la moyenne $\bar{x}$ selon la formule

$$\chi^2 = (N - 1)\,\frac{s^2}{\bar{x}} \qquad \text{(avec } N - 1 \text{ degré de liberté)}$$

Cette agrégation généralement temporaire indique que les plantes ont atteint un facteur limitant dans leur morphogenèse. Tous les individus subissent alors un attracteur unique et stable jusqu'à ce qu'une dérivation de chréode s'organise. La constatation empirique de ce fait, indépendant de la densité du peuplement, en nombre d'individus, mais liée à la quantité d'organes exploitant un facteur du milieu (nombre de tiges, nombre de feuilles, nombre de racines, etc. dans un volume donné) a amené Rotili et Zanone à définir comme paramètre du peuplement la densité biologique.

Dans la plupart des cas, les conditions environnementales fluctuant, les relations

sociales entre individus évoluent et peuvent prendre diverses modalités (JACQUARD), notamment :

— opposition lorsque l'ensemble des individus est déprimé (— —) ;
— neutralisme lorsque les développements sont normaux (o o) ;
— coopération lorsqu'une synergie s'installe dans le groupe (+ +) ;
— compétition si l'un profite au détriment de l'autre (+ —).

Dans la charge moyenne d'un groupe d'individus $\bar{l} = \frac{g_i - \bar{g}}{g_i}$, la tendance vers g_i entraîne des déformations plastiques des individus. D'après les principes énoncés, les plus proches de g_i, autrement dit ceux qui ont, à un instant t, la valeur sélective la plus avantageuse, vont jouer un rôle dominateur vis-à-vis de ceux qui ont la charge individuelle la plus forte. Comme le champ d'attraction est d'autant plus fort que la charge est faible, cette situation ne devrait que s'accentuer (ceci est souvent vérifié expérimentalement).

Cependant cette vue simplifiée doit être nuancée par divers éléments :

a) Dans un individu soumis à la compétition, l'intégration des distances à l'idéotype se traduit dans divers points sensibles du végétal, notamment dans les zones méristématiques (pour ce qui est des constructions de formes) ou dans les organes fonctionnels (pour ce qui est de l'ajustement des fonctions). Les zones méristématiques étant plus sensibles que les organes fonctionnels, on enregistre d'abord des effets au niveau des nombres d'organes, et, pour des intensités de contrainte plus fortes, au niveau des dimensions d'organes. Dans cette accommodation, la quantité d'information i_t exigée, en un temps donné, constitue un coût que l'individu peut, ou non, assumer. Si ce coût est aisément supportable en tous points sensibles, la position relative de l'individu s'améliore : la pression sociale qu'il subit diminue. Cependant si un individu se trouve durant un temps suffisamment long en position très désavantagée vis-à-vis de l'idéotype, si le coût dépasse largement les possibilités mobilisables de l'individu en tous ses points sensibles, la déformation plastique sera de plus en plus accentuée. La plante ne pourra présenter un développement normal, elle n'atteindra pas la phase reproductrice ou sera stérile, ou même elle ne pourra subsister végétativement : l'excès de déformation plastique entraîne une déformation démographique de la population.

b) Au cours de la fibration de l'espace-temps par un individu soumis à une compétition, la viscosité des réactions peut créer une sous-morphologie intermédiaire allant jusqu'à déclencher une zone ombilicale dans la chréode qui permet à l'individu d'échapper par une sous-chréode en se situant sur le bord du bassin d'attraction. Il peut alors, éventuellement, passer dans un autre contexte d'attracteurs : on dit que dans la déformation plastique, la plante a présenté un phénomène de compensation : par exemple, chez les graminées de prairie, on trouve classiquement des compensations à la limitation du tallage par des élongations de talles (fig. 10, étiolement).

c) Généralement, l'idéotype g_i est soumis à une évolution dans le temps. Les attracteurs ne sont pas stables, certains présentent une oscillation entraînant des récurrences (alternances jour-nuit), d'autres subissent des gradients (allongement de la durée du jour au printemps). Les charges locales présentent donc des valeurs oscillatoires et telle situation g_i qui se présentait à l'instant t comme très marginale peut se retrouver à l'instant $t + 1$ relativement proche de g_i $(t + 1)$ (fig. 11).

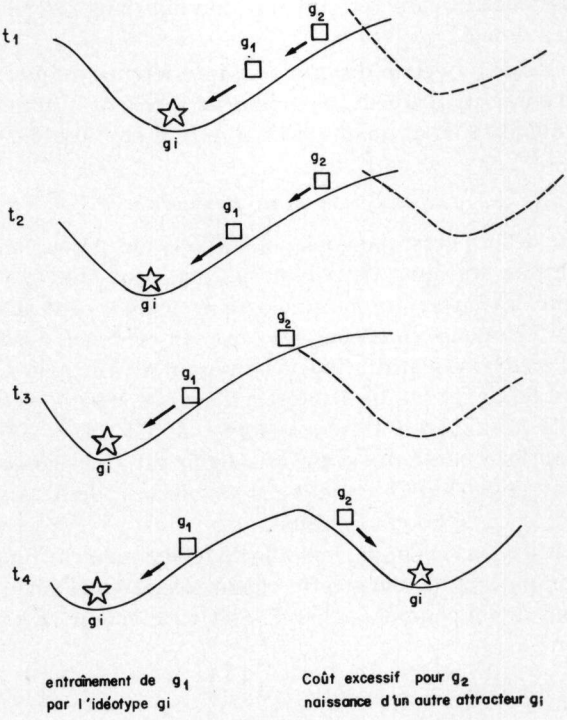


FIG. 10. — *Phénomène de compensation*

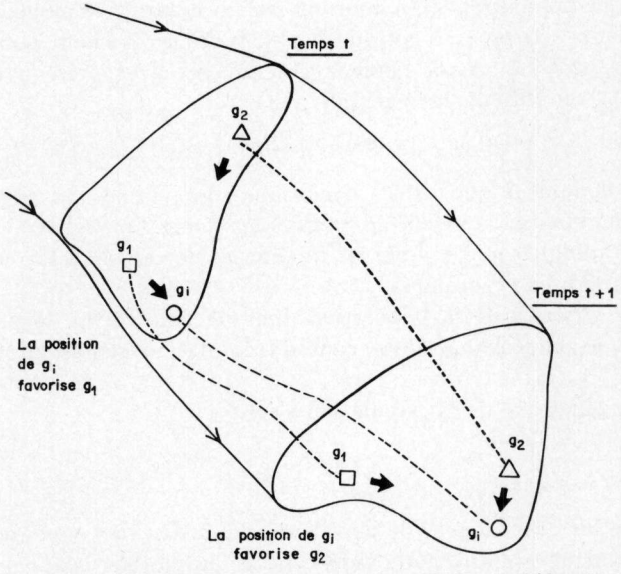


FIG. 11. — *Maintien d'un polymorphisme : oscillations de l'idéotype*
La charge est une réserve d'adaptabilité.

Les trois paramètres caractérisant un individu dans ses relations sociales sont donc à un instant donné :

— la charge moyenne du groupe d'interférence auquel il appartient ;
— sa charge individuelle relativement à celle du groupe ;
— sa quantité et sa qualité d'information mobilisable.

2. — *Niveau population*

A l'intérieur des espèces, dans les populations naturelles, on rencontre un très large polymorphisme allélique. Ce polymorphisme peut être facilement appréciable lorsqu'il porte sur des caractères morphologiques mais il peut aussi être plus discret et nécessiter des techniques biochimiques (mise en évidence d'isozymes, ...) ou bien se révéler lors d'analyses quantitatives (composantes principales, distances, etc.).

Les travaux de SPRAGUE, de RUSSEL et PENNY, (1959) sur le Maïs, ceux de MUKAÏ (1964), de MUKAÏ et YAMAZAKI (1968), de GRELL et JACOBSON (1965) sur *Drosophila melanogaster*, de JOHNSON *et al.* (1966) sur *Drosophila ananassae*, de LEWONTIN et HUBBY (1966) sur *Drosophila pseudo-obscura*, de ALLARD, JAIN et WORKMAN (1968) confirment ce polymorphisme.

A chaque situation allélique, on affecte classiquement une valeur sélective vis-à-vis des champs d'attracteurs, cette valeur sélective est une fonction inverse de ce que nous avons défini comme la charge. Soit s_x la valeur affectée à une structure x donnée

$$s_x = f\left(\frac{1}{l_x}\right)$$

De telles valeurs traduisent globalement l'expansion ou, au contraire, les voies d'extinction d'un allèle (ou d'un linkat) dans la population. Il est donc possible, pour la situation d'une population, de définir une valeur adaptative moyenne w. En considérant des valeurs sélectives zygotiques s_1, s_2, s_3 respectivement pour l'homozygote $A_1\ A_1$, l'hétérozygote $A_1\ A_2$ et l'homozygote $A_2\ A_2$, avec p fréquence de A_1 et q fréquence de A_2, on obtient par exemple :

$$w = s_1\, p^2 + 2\, s_2\, pq + s_3\, q^2$$

On peut démontrer que, si les conditions sont stables, la population évolue toujours pour maximiser sa valeur adaptative moyenne. On assiste alors à une déformation démographique qui diminue les fréquences de certaines formes alléliques ou de certaines structures zygotiques.

L'entropie générale de la population diminue donc, selon le premier principe de biodynamique, en échange d'un coût d'information représenté par des morts alléliques.

La charge génétique de la population s'écrit :

$$L = \frac{g_i - g}{g_i}$$

où g représente les coordonnées de la valeur adaptative moyenne de la population et où g_i est la valeur adaptative de l'idéotype le plus stable. D'après ce qui précède L tend à diminuer à chaque instant. A chacun de ces instants l'idéotype g_i représente le modelé idéal de la population.

Mais nous savons que l'environnement physico-chimique et biologique de la population évolue et, avec lui, la valeur adaptative de chaque structure (fig. 11). La situation idéotypique g_i est donc variable. La charge génétique d'une situation de population apparaît bien comme un potentiel adaptatif : lorsque la distance $g_i - g$ est grande (changements rapides d'idéotypes par évolution brutale du milieu), les coûts individuels sont très élevés. Dans ce cas, l'existence d'une variabilité génétique importante représente une possibilité d'adaptation et permet aussi des compensations au niveau de la compétition. On dit que l'association de génotypes a induit une variance de compétition qui s'ajoute aux variances phénotypiques normales.

Dans la mesure où les coûts des générations successives dépassent les possibilités génétiques de la population, les effectifs diminuent et la population disparaît. Si, par contre, le coût n'est pas excessif et si la place de la population dans l'écosystème n'est pas limitée, le nombre d'individus $(N + I)$ à une génération $n + I$ se déduit de l'effectif N de la génération n par l'expression

$$(N + 1) = w_n N$$

(où w_n est la valeur adaptative moyenne à la génération n)

ce qui s'écrit encore $(N + 1) = w_n w_{n-1},..., w_0 N_0$.

Une population qui dispose d'une information génétique bien adaptée pour minimiser les charges génétiques peut donc ainsi accroître son effectif et son territoire dans l'écosystème.

Dans le cas où la population dispose d'une place limitée dans l'écosystème, autrement dit dans les cas où son effectif et sa densité biologique sont bornés, la charge génétique L traduit l'excès reproductif nécessaire pour maintenir stable la densité tout en remodelant les répartitions alléliques et phénotypiques. Cette situation correspond aux systèmes coadaptés qui sont définis dans les recherches d'une aptitude à la culture « en mélange ». GALLAIS cite l'exemple des structures génétiques mises en cause chez deux individus associés. On peut, en effet, supposer que des systèmes alléliques (au même locus, ou à des locus différents, du fait de la redondance) différents soient utilisés par deux plantes coadaptées pour répondre de façon optimale à une variance environnementale caractérisant les conditions culturales en un lieu donné.

Un sélectionneur qui souhaiterait répondre aux besoins d'une telle zone écologique devrait donc réaliser sa sélection dans les conditions de densité biologique et de variance de compétition représentant les conditions réelles de l'exploitation, faute de quoi, il créera des variétés très performantes mais à charge génétique insuffisante.

F. — CONCLUSION

Les principes et la terminologie présentés ici permettent une analyse globale des phénomènes de concurrence et de coadaptation. Cette approche ne consiste pas, comme dirait MAINE de BIRAN à « élémenter le donné », mais à l'étudier en compréhension dans sa complexité concrète pour en saisir, non les éléments, mais l'organisation unitaire logique. Cette présentation devrait permettre au sélectionneur de pré-

ciser ses conditions expérimentales et de mieux définir le choix de groupes génotypiques. Par ailleurs, les principes biodynamiques énoncés ont l'avantage d'être valables pour tous les niveaux considérés : noyau, cellule, tissu, individu, population, écosystème, etc. Ils constituent donc une généralisation qui doit aider la compréhension de la physiologie du développement et établir les liens entre la génétique moléculaire, la morphogenèse et la biologie quantitative des populations végétales.

Reçu pour publication en novembre 1974.

SUMMARY

THEORETICAL CONSIDERATIONS ON COMPETITION IN PLANTS

Competition cannot be analysed at a single phenotypic level. It only takes significance if we are able to state the general laws of genetic expresssion at various levels : differentiation of cells, morphogenesis of tissues and organs, deformation of individuals, pattern of populations.

An inventory of the facing elements (encased spaces, topological situations, mobile and stable dynamics, attractors...) has been achieved. Then a description of the spaces covered in the course of morphogenesis allowed to introduce words and concepts common to every level. Thermodynamic considerations brought to the statement of four principles of some biological universality.

The application of these laws to competition stiuations is presented in the last part of the paper.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLARD R. W., 1963. Evidence for genetic restriction of recombination in Lima Bean. *Genetics*, **48**, 1389-1395.

ALLARD R. W., JAIN S. K., WORKMAN P. L., 1968. The genetics of inbreeding populations. *Adv. Genet.*, **14**, 55-131.

BRILLOUIN L. Cours au Collège de France.

DEMARLY Y., GUY P., CHESNEAUX M.-T., 1964. Analyses préliminaires de la compétition chez les luzernes. *Ann. Amélior. Plantes*, **14** (2), 131-155.

GALLAIS A., 1970. Modèle pour l'analyse des relations d'associations binaires. *Biométrie, Praximétrie*, 2-3, 51-80.

GRELL E. H., JACOBSON K. B., MURPHY J. B., 1965. Alcohol deshydrogenase in *Drosophila melanogaster* : isozymes and genetic variants. *Science*, **149**, 80-82.

JACQUARD P., 1968. Manifestation et nature des relations sociales chez les végétaux supérieurs. *Œcolog. Plant.*, **2**, 137-168.

JACQUARD P., CAPUTA J., 1970. Comparaison de trois modèles d'analyse des relations sociales entre espèces végétales. *Ann. Amélior. Plantes*, **20**, 115-158.

JOHNSON F. M., 1966. An analysis of polymorphism among isozyme loci in dark and light *Drosophila ananassae* strains from American and Western Samoa. *Proc. of the N. A. S.*, **56**, (1) 119-125.

LEWONTIN R. C., HUBBY J. L., 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, **54**, 595-609.

MAINE de BIRAN cité par R. MUCCHIELLI, 1970. *Philosophie de la connaissance et de l'action*. Bordas, Paris, 415 p.

MUKAÏ T., YAMAZAKI T., 1968. The genetic structure of natural populations of *Drosophila melanogaster*. V. Coupling-repulsion effect of spontaneous mutant polygenes controlling viability. *Genetics*, **59**, 513-535.

PERNES J., 1973. Population genetics models of apomixis (accepté pour publication dans *Genetics*).

ROTILI P., ZANONE L., 1970. Intra- and intergenotypic competition in *Medicago sativa*. *Report of Eucarpia, Fodder Crop Section Meeting*, Lusignan, France, 213-236.

SPRAGUE G. F., RUSSELL W. A., PENNY L. H., 1959. Recurrent selection for specific combining ability and type of gene action involved in yield heterosis in Corn. *Agron. J.* **51**, 392-394.

THOM R., 1972. *Stabilité structurelle et morphogenèse*. W. A. Benjamin I. N. C. Advanced Book Program-Reading, Massachusetts (Ediscience, Paris, 5e), 362 p.

WADDINGTON C. H., 1957. *The strategy of the genes*. Allen and Unwin, Londres, 262 p.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire ;* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion* et *conclusion ;* f) *titre et résumé* en anglais ou destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.), l'auteur devra suivre un plan ogique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S. ;* le volume, la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 12,5 × 19 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12 ; 4 photos : 9 × 5,5 ; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. Rives ; 11, rue Jean-Nicot 75007 Paris, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le Directeur de la publication : M.-L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 5-1975

Dépôt légal : 2e trimestre 1975. N° d'impression : 497

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1975	France	Étranger	Le N°
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 nos par an	225 F	246 F	45 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 4 nos par an	175 F	194 F	55 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 nos par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES DE ZOOLOGIE-ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 nos par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 nos par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 nos par an	175 F	194 F	55 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE 4 nos par an	225 F	246 F	75 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 nos par an	175 F	194 F	55 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 nos par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 nos par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES D'HYDROBIOLOGIE, 2 nos par an	105 F	116 F	70 F

APIDOLOGIE, 4 nos par an — Abonnement : France : 50 F
Étranger sauf R. F. A. : 60 F
— Le numéro : France : 15 F
Étranger sauf R. F. A. : 20 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Journées d'information sur l'alimentation azotée des animaux, Paris, 21-22 novembre 1973.
141 p., 1974 ..... 25,00 F

L'I. N. R. A. au service des Industries agricoles et alimentaires. Inventaire des Recherches.
266 p., 1974 ..... 35,00 F

Symposium international sur la conservation des grains récoltés humides, Paris, 5-10 mars 1973.
762 p., 1973 ..... 150,00 F

Le Pois. Étude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français, par **R. Cousin.**
111 p. et 140 fiches, 1974 ..... 150,00 F

Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae), par **J. M. Gourreau.**
223 p., 1974 ..... 85,00 F

Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté, par **P. Augé, P. Allemand, R. Hamès.**
144 p., 1973 ..... 58,85 F

Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 déc. 1972.
258 p., 1973 ..... 120,00 F

Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition I. N. R. A.-C. N. R. S.
549 p., 1973 ..... 160,50 F

Recherches acridiennes à Madagascar.
262 p., 1972 ..... 80,00 F

IVe Conférence du groupe international d'étude des virus et des maladies à virus de la vigne, Colmar 16-18 juin 1970.
211 p., 1972 ..... 60,00 F

Lombriciens de France, Écologie et Systématique par **M.-B. Bouché.**
671 p., 1972 ..... 150,00 F

IIIe Conférence du Groupe consultatif des Statisticiens forestiers, Jouy en Josas, 7-11 septembre 1970.
332 p., 1972 ..... 139,75 F

Symposium international sur le soufre en Agriculture. Versailles, 3-4 décembre 1970.
412 p., 1972 ..... 50,00 F

Organismes du Sol et production primaire — IVe Colloquium pedobiologiae, Dijon 14-19 septembre 1970.
588 p., 1972 ..... 65,00 F

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.
A Paris, bureau de vente : 11, rue Jean-Nicot.

Ann. Amélior. Plantes, 1975, **25** (1).

TABLE DES MATIÈRES

Sélection et concurrence chez les végétaux
Versailles, 6 février 1974

P. JACQUARD. — Concurrence intraspécifique et potentialités de rendement 3

C. BALDY. — Importance de l'extinction de l'énergie lumineuse pour l'évolution des relations mutuelles de peuplements intraspécifiques de plantes fourragères 25

P. ROTILI, L. ZANNONE. — Principaux aspects d'une méthode de sélection de la Luzerne basée sur des dispositifs qui utilisent la concurrence entre les plantes 29

A. GALLAIS. — Sur quelques aspects de la compétition en amélioration des plantes..... 51

Y. DEMARLY. — Considérations théoriques sur la concurrence chez les végétaux..... 65

CONTENTS

P. JACQUARD. — Intraspecific competition and potentialities of yield 3

C. BALDY. — The importance of the spread of light energy for the evolution of mutual relations between intraspecific stands of fodder plants 25

P. ROTILI, L. ZANNONE. — The main problems concerning a Lucerne breeding method based on the interplant competition 29

A. GALLAIS. — Certain aspects of competition in plant breeding 51

Y. DEMARLY. — Theoretical considerations on competition in plants 65

Les Annales de l'Amélioration des plantes figurent dans Current Contents

I. N. 5. 036. 039.